ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



ТОМ 78

1

ЯНВАРЬ



„НАУКА"
С.-ПЕТЕРБУРГ
1993

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 78

№ 1—12



САНКТ-ПЕТЕРБУРГ

«НАУКА»

1993

РОССИЙСКОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

Издается 12 раз в год

Основан в декабре 1916 г.

Ответственный редактор *К. Л. Виноградова*

Зав. редакцией *Е. Б. Смирнова*. Технический редактор *Н. Ф. Соколова*.
Корректоры *Л. И. Бова* и *Л. Б. Наместникова*

Компьютерный набор и изготовление оригинал-макета
ГП «Слово»
199034, Санкт-Петербург, В-34, 9 линия, 12
Тел. (812) 213-35-59

Сдано в набор 08.10.92. Подписано к печати 15.02.93. Формат бумаги $70 \times 100^1/_{16}$.
Печать офсетная. Усл. печ. л. 10,73. Усл. кр.-отт. 11,05. Уч.-изд. л. 12,07. Тираж 1496.
Тип. зак. 2261. С 366.

Санкт-Петербургская издательская фирма ВО «Наука»
199034, Санкт-Петербург, В-34, Менделеевская линия, 1. «Ботанический журнал», тел. 350-72-49

Санкт-Петербургская типография № 1 ВО «Наука»
199034, Санкт-Петербург, В-34, 9 линия, 12

УДК 56(116) : 581.9(571.5)

В. А. Самылина

НОВЫЕ ДАННЫЕ О МЕЗОЗОЙСКОЙ ФЛОРЕ БАССЕЙНА РЕКИ ИНДИГИРКИ

V. A. SAMYLINA. NEW DATA ON THE MESOZOIC FLORA OF THE INDIGIRKA RIVER BASIN

Из трех свит зырянской серии Зырянского угленосного бассейна в бассейне р. Индигирки наиболее полно флористически охарактеризована силяпская свита (нижний мел — апт). Приведен сводный список растений из отложений силяпской свиты для Зырянского бассейна в целом.

До сих пор голосеменные из мезозойских отложений бассейна р. Индигирки, кроме недавно выделенного на основе кутикулярного анализа *Czekanowskia indigirkensis* (Самылина, Киричкова, 1991), определялись только по морфологическим признакам листьев. Обнаружение фитолейм на ряде отпечатков листьев гинкгофитов позволило выделить по строению эпидермы 2 новых вида — *Sphenobaiera pilosa* и *Phoenicopsis annae*, а также дополнить характеристику уже известных 2 видов — *Phoenicopsis parva* и *Pseudotorellia* (?) *emarginata* (Василевская, 1977). В последнем случае предлагается убрать знак вопроса после родового названия, так как строение устьиц указывает на принадлежность данных листьев именно роду *Pseudotorellia.*

В бассейне рек Колымы и Индигирки (Зырянский угленосный бассейн) широко распространены угленосные мезозойские отложения преимущественно раннемелового возраста, содержащие остатки растений. Эти отложения выделены в зырянскую серию и расчленены на ожогинскую, силяпскую и буор-кемюсскую свиты (Попов, 1962). Наиболее полно изучена и монографически описана позднеюрская—раннемеловая флора левобережья р. Колымы — бассейнов рек Зырянки и Ожогиной (Принада, 1938; Самылина, 1960, 1964, 1967). Особенно обильно насыщены растительными остатками и соответственно хорошо флористически охарактеризованы отложения буор-кемюсской свиты на р. Зырянке, условно датируемые мною ранним—средним альбом. Насыщенность растительными остатками отложений ожогинской (нижняя юра — неоком) и силяпской (апт) свит, обнажающихся в бассейне р. Ожогиной, существенно меньше.

В бассейне р. Индигирки в настоящее время известны отложения всех трех свит зырянской серии (Яшин и др., 1975; Копорулин, 1979; Зинченко, 1981). Мезозойская флора р. Индигирки монографически не описана и известна по публикациям списков и описанию отдельных растений (Самылина, Филиппова, 1973; Самылина, 1974; Василевская, 1977; Самылина, Киричкова, 1991).

При сопоставлении флористических списков из одноименных свит бассейнов рек Колымы и Индигирки оказалось, что ожогинская и буор-кемюсская свиты бассейна р. Индигирки флористически охарактеризованы гораздо более скудно, чем таковые бассейна р. Колымы. Списки ископаемых растений этих свит содержат мало новых элементов, которые бы обогащали флористическую характеристику данных свит для угленосного бассейна в целом. Здесь можно упомянуть пока лишь вид *Czekanowskia indigirkensis* Samyl. (Самылина, Киричкова, 1991), который оказался характерным растением нижней части ожогинской свиты (верхняя юра) и известен уже из ряда местонахождений по р. Индигирке и в бассейне

ее правобережья — на реках Джолоткич и Мятись. Этот вид выделен по признакам эпидермы листьев. Морфологически листья *Cz. indigirkensis* относятся к группе *Cz. rigida*. Подобные листья найдены и в ожогинской свите на р. Колыме, но их эпидермальное строение осталось неизвестным.

Наиболее полно в бассейне р. Индигирки оказались охарактеризованными отложения силяпской свиты. Список растений силяпской свиты в бассейне р. Индигирки включает в себя 28 названий, в бассейне р. Колымы — 20. При сопоставлении этих списков обнаружено довольно мало общих элементов (8), вместе с тем сколько-нибудь принципиальных различий между ними нет: они дополняют друг друга и отражают один этап развития флоры Северо-Востока Азии (см. таблицу).

Упомянутый выше вид *Czekanowskia indigirkensis* до сих пор являлся единственным растением мезозойской флоры р. Индигирки, для которого было известно строение эпидермы листьев. Отсутствие данных об эпидермальном строении листьев древних голосеменных существенно снижает надежность опре-

Список растений из отложений силяпской свиты (нижний мел — апт) Зырянского угольного бассейна

Название растений	Бассейны рек	
	Колымы	Индигирки
Equisetites sp.	+	+
Birisia onychioides (Vassilevsk. et K.-Murza) Samyl.	+	+
Coniopteris aff. *arctica* (Pryn.) Samyl.		+
C. setacea (Pryn.) Vachr.	+	
C. cf. *saportana* (Heer) Vachr.		+
Coniopteris sp.		+
Arctopteris sp.	+	
Asplenium dicksonianum Heer	+	
Asplenium (?) sp.	+	
Cladophlebis ex gr. *denticulata* (Brongn.) Font.	+	
C. sangarensis Vachr.		+
C. ex gr. *williamsonii* (Brongn.) Brongn.		+
Sphenopteris ruffordiiformis Pryn.	+	
Sphenopteris sp.	+	
Nilssonia grossinervis Pryn.	+	
Beania sp.	+	
Heilungia indigirkensis Samyl.		+
Ginkgo ex gr. *adiantoides* (Ung.) Heer	+	+
G. ex gr. *huttonii* (Sternb.) Heer		+
G. ex gr. *lepida* Heer	+	+
G. paradiantoides Samyl.	+	
G. polaris Nath.		+
Sphenobaiera ex gr. *angustiloba* (Heer) Florin	+	
S. biloba Pryn.		+
S. ex gr. *longifolia* (Pomel) Florin		+
S. ex gr. *longifolia* (Pomel) Florin f. *lata* Vachr.		+
Pseudotorellia emarginata Vassilevsk.		+
Pseudotorellia sp.		+
Czekanowskia ex gr. *rigida* Heer	+	+
Phoenicopsis ex gr. *angustifolia* Heer	+	+
Ph. annae Samyl. sp. nov.		+
Ph. parva Vassilevsk.		+
Ph. silapensis Samyl.	+	
Ph. ex gr. *speciosa* Heer	+	+
Leptostrobus marginatus Samyl.		+
Podozamites sp.		+
Cephalotaxopsis sangarensis Vassilevsk.		+
Pityophyllum ex gr. *staratschinii* (Heer) Nath.		+
P. ex gr. *nordenskioldii* (Heer) Nath.	+	+
Desmiophyllum magnum (Samyl.) Samyl.	+	
Radicites sp.		+

делений не только видов, но подчас и родов. Прежде всего это относится к гинкгофитам. Поэтому я сочла удачей обнаружение фитолейм на ряде отпечатков из бассейна р. Индигирки в коллекциях, поступивших в мое распоряжение от геологов В. И. Копорулина (сборы 1970 г.), В. В. Гайдука, О. В. Гриненко и И. Ш. Сюндюкова (сборы 1988—1991 гг.).

Далее описано 2 новых вида — *Phoenicopsis annae* по сборам Копорулина из отложений силяпской свиты на р. Чукче и *Sphenobaiera pilosa* по сборам Гайдука, Гриненко и Сюндюкова из нерасчлененных отложений силяпской — буор-кемюсской свит в бассейне р. Толбыкчан. Вместе с листом сфенобайеры встречены мелкие листья гинкго типа *Ginkgo adiantoides* также с фитолеймой. Их описание будет приведено в отдельной статье. В сборах всех названных геологов оказались отпечатки листьев с фитолеймой, впервые описанные под названиями *Pseudotorellia* (?) *emarginata* и *Phoenicopsis parva*. Эти виды были выделены Н. Д. Василевской (1977) только по морфологическим признакам листьев, так что обнаружение экземпляров с фитолеймой дает возможность дополнить их характеристику.

В практике палеоботанических исследований нередки случаи, когда удается уточнить и расширить первоначальную характеристику того или иного вида благодаря повторным сборам отпечатков лучшей сохранности [по сравнению с голотипом (или лектотипом)] в типовом местонахождении или в другом местонахождении того же стратиграфического уровня. W. Remy и R. Remy (1964) предложили в таких случаях выделять соответственно топотипоиды и синхротипоиды. Типоиды, по W. Remy и R. Remy, не имеют номенклатурной ценности, а только таксономическую. Описанные в данной статье экземпляры *Pseudotorellia emarginata*, происходящие из типового местонахождения, можно рассматривать как топотипоиды, а экземпляры *Phoenicopsis parva*, происходящие из отложений той же свиты того же района, что и типовые, — как синхротипоиды.

При описании листьев первого из упомянутых видов Василевская подчеркивала условность отнесения их к роду *Pseudotorellia*, поскольку, основываясь только на признаках морфологии, их в равной степени можно отнести и к роду *Eretmophyllum* [как и было сделано мною при предварительных определениях (Самылина, 1974)]. Свои сомнения Василевская выразила, поставив знак вопроса после родового названия. Кусочки кутикулы, полученные мною из фитолейм, обнаруженных на отпечатках листьев этого растения из типового местонахождения, позволили решить вопрос о родовой принадлежности этого растения.

Устьица листьев родов *Pseudotorellia* и *Eretmophyllum* принадлежат к разным устьичным типам (Самылина, 1986, 1988). Устьица листьев *Eretmophyllum* относятся к Ginkgo-типу. При рассматривании таких устьиц в плане в сканирующем электронном микроскопе видно, что в средней части они расширены и плавно выпуклы, а в зоне полюсов резко сужены. Кутинизация в зоне полюсов слабее, чем в серединной зоне. При этом в последней она неравномерна: кутикулярный слой внешней стенки постепенно (!) утоньшается по направлению к эпидермальным стенкам, т. е. центробежно. Устьица листьев *Pseudotorellia* по очертаниям такие же, как устьица Ginkgo-типа, но отличаются от них характером кутинизации. Внешние стенки устьиц Pseudotorellia-типа имеют четко выраженные полулунные кутикулярные утолщения, располагающиеся по краям срединной зоны, т. е. кутикула утоньшается центростремительно. Именно такие устьица присущи листьям, описанным Василевской как *Pseudotorellia* (?) *emarginata*. Таким образом, вопросительный знак после родового названия следует снять.

Представляется интересным тот факт, что все описанные здесь виды гинкгофитов имеют извилистые стенки основных клеток эпидермы. Скорее всего, этот признак свидетельствует о приуроченности растений этих видов к влажным условиям местообитания.

Описанные в статье образцы хранятся в лаборатории палеоботаники Ботанического института РАН (Санкт-Петербург) в коллекциях под № 532, 818 и 819.

При описании строения эпидермы использовались термины, разработанные для листьев чекановскиевых и гинкговых (Самылина, 1972; Самылина, Киричкова, 1973, 1991). Автор выражает признательность за помощь в приготовлении препаратов Т. Ф. Абрамовой, за изготовление фотографий отпечатков и микрофотографий на световом микроскопе Г. И. Петровой, микрографий кутикул на СЭМ JSM-35 Л. Н. Карцевой и Н. В. Ченцовой.

Род *Sphenobaiera* Florin

Sphenobaiera pilosa Samyl. sp. nov.

(табл. I, *2, 3*; II, *1—7*)

Название вида от pilosus (лат.) — волосистый.

Описание. В коллекции имеются отпечаток и противоотпечаток неполного некрупного листа. Лист клиновидный, синусообразной линией глубоко разделен надвое, каждая из половинок снова надрезана на 2 неравные части; в результате 3 сохранившиеся конечные лопасти имеют разную ширину — 7, 5 и 4 мм. Само основание листа и верхушки лопастей утрачены, сохранившаяся часть листа 6 см дл.

Лист амфистоматный. Нижняя и верхняя эпидермы состоят из чередующихся устьичных и безустьичных полос и различаются лишь частотой устьиц. На ширину устьичной полосы нижней эпидермы приходится 3—5 устьиц, верхней эпидермы — 1—3 устьица. Устьица ориентированы по длине листа, редко — чуть косо, окружены 5—7 побочными клетками, 2 из которых обычно полярные. Каждая из побочных клеток несет по небольшой проксимальной папилле, которые не закрывают целиком вход в устьичную ямку, оставляя замыкающие клетки частично экспонированными. Нередко вход в устьичную ямку окружен кутикулярным валиком.

Основные клетки эпидермы в устьичных полосах преимущественно короткие, часто почти изодиаметрические, редко — сплюснутые. Межустьичные полосы состоят преимущественно из удлиненных клеток. Стенки основных клеток мелкоизвилистые, почти все они несут небольшую срединную папиллу, реже — бородавочку; встречаются и отдельные недлинные волоски, преимущественно на нижней эпидерме.

Голотип. БИН РАН, колл. 818, обр. 1Аа. Восточная Сибирь, правый берег ручья Безымянного, впадающего в р. Толбыкчан в 5.5 км выше устья р. Врезанной (левобережье р. Индигирки), нерасчлененные отложения силяпской и буор-кемюсской свит (апт—альб).

Замечания. По морфологическим признакам подобные листья обычно относят к группе *Sphenobaiera longifolia*, они широко распространены в мезозойских отложениях северной Евразии. Из-за ограниченного материала остается неясным, является ли отличительным признаком неравновеликость конечных лопастей по ширине. Обычно листья сфенобайер симметричны по всем параметрам.

Ведущими признаками для внутриродовой систематики рода *Sphenobaiera* являются эпидермальные.

По строению эпидермы описанные листья своеобразны и не имеют близкого сходства с ранее известными. Своеобразие состоит в наличии волосков и извилистости стенок основных клеток. До сих пор эти признаки не фиксировались для листьев сфенобайер. Редким признаком является и хорошая выраженность

устьичных полос не только на нижней, но и на верхней эпидерме. Последний признак явно выражен лишь у листьев типового вида рода — *S. spectabilis* (Nath.) Florin. Сочетание упомянутых эпидермальных признаков позволяет на имеющемся материале уверенно выделить новый вид.

Местонахождение. См. голотип, обр. 818/1Аа, 818/1Б.

Род *Pseudotorellia* Florin

Pseudotorellia emarginata Vassilevsk.

(табл. III, *1б*, *2—6*)

Pseudotorellia (?) *emarginata* Vassilevsk.: Василевская, 1977 : 36; табл. II, фиг. 3; табл. IV, фиг. 2; табл. V, фиг. 1—10.

Описание. В коллекции имеется более 10 отпечатков полных или почти полных листьев из трех местонахождений, в том числе из типового. Листья обратнояйцевидные или почти овальные, с широко округлой верхушкой, имеющей обычно маленькую выемку в центре, и клиновидным основанием, переходящим в короткий черешок; наибольшая ширина (в верхней трети) листа обычно 10—12 мм, реже 6—8 мм, листовая пластинка 20—30 мм дл.; на ширину листа приходится 8—14 жилок. С листьев из двух местонахождений (из них одно типовое) удалось приготовить препараты кутикул из небольших кусочков фитолейм.

Листья гипостоматные. Устьица расположены полосами на нижней эпидерме, на ширину полосы приходится 3—4 устьица. Строение устьиц характерно для рода *Pseudotorellia*. Побочные клетки устьиц не несут трихомных образований. Основные клетки нижней эпидермы в устьичных полосах как короткие, так и удлиненные, в межустьичных полосах — удлиненные, их стенки ровные или слабоизвилистые. Основные клетки верхней эпидермы удлиненные, с явно извилистыми стенками, извилистость мелкоскладчатая. Трихомные образования на основных клетках эпидермы отсутствуют.

Из-за обрывочности материала остались неизвестными такие эпидермальные признаки видового ранга, как наличие или отсутствие разницы в ширине краевых и срединных полос, а также выраженность жилок на верхней эпидерме.

Замечания. Морфологические признаки листьев данного вида обстоятельно обсуждены Василевской (1977) при его выделении. Как уже отмечалось выше, сейчас можно считать доказанной принадлежность этих листьев именно к роду *Pseudotorellia*. От известных к настоящему времени псевдотореллий они отличаются относительно широкой и короткой листовой пластинкой. Несмотря на то что эпидермальная характеристика вида не совсем полна, можно утверждать, что и сочетание признаков строения эпидермы тоже своеобразно и не встречается у других видов этого рода. Здесь прежде всего надо отметить отсутствие трихомных образований как на основных клетках эпидермы, так и на побочных клетках устьиц.

Местонахождения. Р. Индигирка, район устья р. Толбыкчан, силяпская свита, нижний мел (апт), обр. 818/2-5 (топотипоиды); два местонахождения на р. Мятись, те же свита и возраст, обр. 819/1б, 4.

Распространение. Нижнемеловые (аптские) отложения (силяпская свита) бассейна р. Индигирки.

Род *Phoenicopsis* Heer

Подрод *Phoenicopsis*

Phoenicopsis parva Vassilevsk.
(табл. I, *1*; III, *1a*; IV, *1—7*)

Василевская, 1977 : 34; табл. II, фиг. 1, 2; табл. III, фиг. 1, 2; табл. IV, фиг. 1а.

Описание. Листья линейно-ланцетные или линейно-лопатчатые, наиболее широкие в верхней трети, 3—4 см дл., верхушки округлые; на ширину листа приходится 8—11 жилок. В пучке по 2—3 листа, сидящих на небольшом брахибласте.

Листья гипостоматные. Нижняя эпидерма состоит из устьичных и безустьичных полос. Устьица в полосах располагаются неравномерно: на некоторых участках они редкие, на других — частые, встречаются и смежные устьица. В пределах полосы устьица имеют тенденцию располагаться рядами, которые, однако, не всегда четко прослеживаются. На ширину полосы приходится 2—3, редко — 4 устьица. Побочные клетки устьиц по степени кутинизации не отличаются от основных клеток эпидермы. Полярные побочные клетки обычно короткие, иногда почти изодиаметрические, устьичные комплексы широкие. Наружные стенки побочных клеток устьиц выпуклые, и можно говорить о том, что они образуют крупную папиллу, занимающую почти всю площадь наружной поверхности клетки. На препаратах эти папиллы сплющиваются, нередко налегая друг на друга и полностью прикрывая вход в устьичную ямку.

Основные клетки эпидермы в пределах устьичных полос несут аналогичные папиллы, но более плоские. Папиллы маскируют форму клеток и характер клеточных стенок. Безустьичные полосы широкие, из 16—20 рядов удлиненных клеток с мелкоизвилистыми стенками. Значительная часть клеток несет продольный кутикулярный валик. Аналогичными клетками сложена верхняя эпидерма.

Замечания. По морфологическим признакам изученные листья соответствуют листьям вида *Phoenicopsis parva*, описанного Василевской (1977) из ряда местонахождений силяпской свиты бассейна р. Индигирки, т. е. из того же стратиграфического уровня, что и приведенный выше материал. Вид был выделен только по морфологическим признакам. Они достаточно выразительны и при хорошей сохранности растительных остатков пучки листьев этого вида легко определяются. С имеющихся в моем распоряжении отпечатков с рек Индигирки, Мятись и Чукча удалось снять кусочки фитолейм и изучить эпидермальное строение листьев. Оно оказалось весьма своеобразным, и листья этого вида теперь нетрудно идентифицировать, даже не имея полного материала, а располагая лишь мелкими кусочками фитолейм. По строению эпидермы листья вида *Ph. parva* очень близки к листьям вида *Ph. papulosa* Samyl., широко распространенного в аркагалинской стратофлоре (низы верхнего мела) Северо-Востока Азии (Самылина, 1983, 1988). В качестве отличительных признаков можно считать более узкие устьичные полосы и преобладание продольных кутикулярных валиков (а не нескольких точечных бородавочек) на основных клетках эпидермы у листьев *Ph. parva*. Следует отметить и близкое морфологическое сходство пучков листьев этих видов. Для обоих видов характерны небольшое число листьев в пучке (обычно их 2—3) и одинаковая форма листьев. Среди листьев *Ph. parva* преобладают небольшие, 3—4 см дл. (что и отражено в видовом названии), хотя встречаются и более длинные, до 6 см. У *Ph. papulosa*, наоборот, преобладают листья 5—6 см дл., наряду с которыми встречаются как более мелкие, так и более крупные. Скорее всего, *Ph. parva* является непосредственным предком *Ph. papulosa*.

Василевская при описании *Ph. parva* сравнивала его с другими известными к тому времени мелколистными феникопсисами — *Ph. rudinervis* Vladim., *Ph. orlovskiae* Samyl. и *Ph. vassilevskiana* Samyl. Очевидно, это чисто внешнее сходство, так как по строению эпидермы листьев эти виды имеют мало общего с *Ph. parva*.

Местонахождения. Левый берег р. Индигирки, против устья р. Учугей, силяпская свита (апт), обр. 532/55; три местонахождения на р. Мятись, в ее среднем течении, те же свита и возраст, обр. 819/1а, 2—7; р. Чукча, те же свита и возраст, обр. 532/85Б.

Подрод *Windwardia* (Florin) Samylina

Phoenicopsis annae Samyl. sp. nov.

(табл. I, *4*; III, *7, 8*; см. рисунок)

Вид назван в честь А. И. Киричковой.

Описание. В коллекции имеются 2 отпечатка основания пучка листьев и большое количество неполных отдельных листьев. В пучке было не менее 5 листьев. Листья в средней линейной их части 6—8 мм шир., т. е. они относятся к группе *Phoenicopsis speciosa.* Полная длина листьев осталась неизвестной, наибольшая длина сохранившихся их фрагментов около 11 см. На ширину листа приходится 9—11 жилок.

Листья амфистоматные. Нижняя эпидерма состоит из устьичных и безустьичных полос. На ширину полосы приходится 2—3 устьица, расстояние между устьицами сильно варьирует, нередки смежные устьичные комплексы. В пределах полосы устьица имеют тенденцию располагаться рядами. Побочные клетки устьиц по степени кутинизации мало отличаются от основных клеток эпидермы. Полярные побочные клетки обычно короткие, а устьичные комплексы широкие, обычно с изломанным контуром. Вход в устьичную ямку оконтурен кутикулярным валиком, замыкающие клетки в значительной степени экспонированы. Побочные клетки часто несут небольшую срединную папиллу. У отдельных устьичных комплексов побочные клетки (не всегда все) имеют небольшие проксимальные папиллы, но и в этих случаях замыкающие клетки также частично экспонированы.

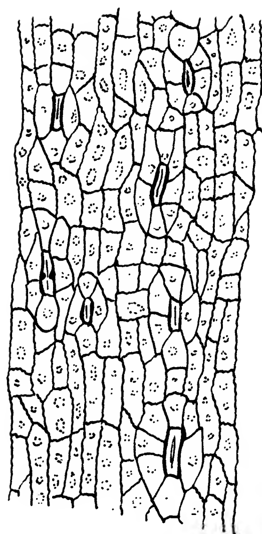
Основные клетки эпидермы в устьичных полосах преимущественно короткие, в том числе почти изодиаметрические; наряду с ними встречаются и удлиненные клетки. Безустьичные полосы состоят из 8—12 рядов преимущественно удлиненных клеток.

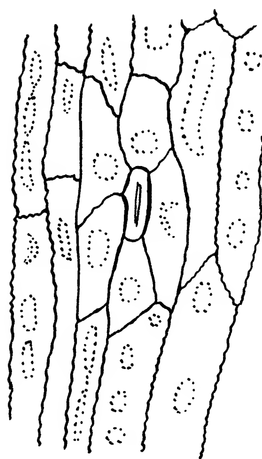
Аналогичное строение имеет верхняя эпидерма, но там устьица в полосах разреженные, на некоторых участках единичные. Среди основных клеток эпидермы преобладают удлиненные.

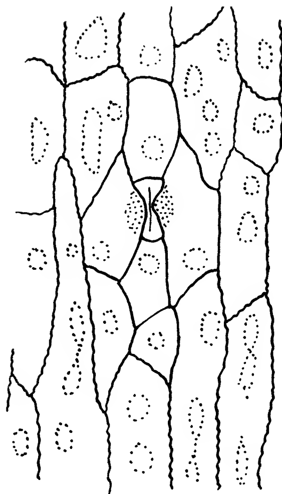
Стенки основных клеток эпидермы обычно мелкоизвилистые, местами сглаженные. Почти каждая клетка несет трихомное образование в виде бородавочки, реже — кутикулярного валика. На продолговатых клетках нередко видно несколько бородавочек, расположенных в ряд, иногда в 2 ряда.

Голотип. БИН РАН, колл. 532, обр. 85Аа. Восточная Сибирь, бассейн р. Индигирки, р. Чукча, силяпская свита, нижний мел (апт).

Замечания. По топографии устьиц описанные листья должны быть отнесены к подроду *Windwardia.* До сих пор среди видов этого рода не было известно растений, листья которых имели бы извилистые клетки эпидермы. Лишь у *Ph. orlovskiae* иногда бывают слабоволнистые стенки клеток. Однако как по эпидермальным, так и по морфологическим признакам между этими видами мало общего: у *Ph. orlovskiae* основные клетки преимущественно изодиаметрические, встречаются и сплюснутые, а сами листья короткие, до 4 см дл.







Phoenicopsis annae.

а — участок устьичной полосы, ×160; *б, в* — устьичные комплексы, ×400. Обр. 532/85Аа (голотип).

Другим признаком, резко отличающим *Ph. annae* от остальных видов подрода *Windwardia*, является наличие трихомных образований в форме бородавочек, часто расположенных по нескольку в ряд по длинной оси клетки. Такой признак мне известен еще только у *Ph. steenstrupii* Sew. из низов верхнего мела бассейна р. Колымы (Аркагалинское угольное месторождение). Этот вид относится к другому подроду, т. е. характеризуется иной топографией устьиц.

Местонахождение. См. голотип.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Василевская Н. Д. К флористической характеристике нижнемеловых отложений бассейна реки Индигирки // Мезозойские отложения Северо-Востока СССР. Л., 1977. С. 30—40. — *Зинченко В. Н.* Стратиграфия нижнемеловых отложений в Момо-Зырянском прогибе // Геолог. и геофиз. 1981. № 2. С. 91—101. — *Копорулин В. И.* Условия накопления и литогенез нижнемеловых отложений Зырянской впадины // Тр. ГИН АН СССР. 1979. Вып. 338. С. 1—179. — *Попов Г. Г.* Зырянский каменноугольный бассейн // Геология месторождений угля и горючих сланцев СССР. М.: Госгеолтехиздат, 1962. Т. 10. С. 32—105. — *Принада В. Д.* Материалы к познанию мезозойской флоры бассейна р. Колымы // Материалы по изучению Колымско-Индигирского края. Сер. 2. Геолог. и геоморфол. 1938. Вып. 13. С. 1—68. — *Самылина В. А.* Покрытосеменные растения из нижнемеловых отложений Колымы // Бот. журн. 1960. Т. 45. № 3. С. 335—352. — *Самылина В. А.* Мезозойская флора левобережья р. Колымы (Зырянский угленосный бассейн). I. Хвощевые, папоротники, цикадовые, беннеттитовые // Тр. БИН АН СССР. Сер. 8. Палеоботаника. 1964. Вып. 5. С. 40—79. — *Самылина В. А.* Мезозойская флора левобережья р. Колымы (Зырянский угленосный бассейн). II. Гинкговые, хвойные. Общие главы // Тр. БИН АН СССР. Сер. 8. Палеоботаника. 1967. Вып. 6. С. 134—175. — *Самылина В. А.* Систематика рода *Phoenicopsis* // Тр. ГИН АН СССР. 1972. Вып. 230. С. 44—81. — *Самылина В. А.* Раннемеловые флоры Северо-Востока СССР. Л.: Наука, 1974. 56 с. (Комаровские чтения, 27). — *Самылина В. А.* Чекановскиевые и гинкговые — реликты мезофита в позднемеловой флоре Аркагалы (верховья р. Колымы) // Бот. журн. 1983. Т. 68. № 1. С. 78—86. — *Самылина В. А.* Сравнительно-стоматографическое изучение гинкговых и чекановскиевых: первые итоги применения электронного сканирующего микроскопа // Проблемы палеоботаники. Л.:

Наука, 1986. С. 119—126. — *Самылина В. А.* Аркагалинская стратофлора Северо-Востока Азии. Л.: Наука, 1988. 131 с. — *Самылина В. А.* Значение сравнительно-стоматографических исследований для систематики древних голосеменных // Актуальные вопросы ботаники в СССР. Тез. докл. VIII Делегатск. съезда ВБО. Алма-Ата: Наука, 1988. С. 96. — *Самылина В. А., Киричкова А. И.* Строение эпидермы листьев чекановскиевых и гинкговых и вопросы терминологии // Палеонтол. журн. 1973. № 4. С. 95—101. — *Самылина В. А., Киричкова А. И.* Род *Czekanowskia*. Систематика, история, распространение. Значение для стратиграфии. Л.: Наука, 1991. 139 с. — *Самылина В. А., Филиппова Г. Г.* К систематике рода *Heilungia* // Палеонтол. журн. 1973. № 1. С. 80—87. — *Яшин Д. С., Вольнов Д. А., Ким Б. И., Сергеев Д. В.* Верхнеюрские и нижнемеловые отложения бассейна р. Индигирки (Момо-Зырянская впадина) // Мезозой Северо-Востока СССР. Тез. докл. Межвед. стратиграфического совещ. Магадан, 1975. С. 101—102. — *Remy W., Remy R.* Die Typenmethode in der Paläobotanik und ihre vorgeschene Erweiterung in taxonomischer Hinsicht // Nova Hedwigia. 1964. Bd 8. H. 3/4. S. 241—268.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 17 VI 1992

SUMMARY

The Silyap suite in the Indigirka river basin is the most completely characterized floristically among the three suites of the Zyryanka series. The combined list of fossil plants of the Silyap suite is sited for the whole Zyryansk coal basin (the Zyryanka and Indigirka river basins). The gymnosperms from the Mesozoic deposits of the Indigirka river basin were hitherto identified using only the morphological characters of leaves. An exception was *Czekanowskia indigirkensis* which was described (Samylina, Kirichkova, 1991) on the basis of the cuticular analysis. Phytoleims found on some leaf impressions of *Ginkgophyta* have allowed to identify the two new species, *Sphenobaiera pilosa* and *Phoenicopsis annae* based on the structure of their epidermis. They also allowed to characterize in more details the two species, *Phoenicopsis parva* Vassilevsk. and *Pseudotorellia* (?) *emarginata* Vassilevsk. The structure of the stomata in the latter species clearly indicate that the leaves belong to the genus *Pseudotorellia* so that the question mark should be deleted.

УДК 582.57 : 581.14

В. А. Черемушкина

КОРНЕВИЩНЫЕ ВИДЫ РОДА *ALLIUM* (*ALLIACEAE*): СРАВНИТЕЛЬНО-МОРФОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ

V. A. CHERYOMUSHKINA. RHIZOMATOUS SPECIES OF THE GENUS *ALLIUM* (*ALLIACEAE*): THE COMPARATIVE MORPHOLOGICAL ANALYSIS

Изучены морфология, побегообразование и ритм сезонного развития в природе и культуре корневищных луков 13 секций. Проведено сравнение биоморф луков по строению побега возобновления, малому жизненному циклу и особенностям хода морфогенеза. Приведена схема возможных путей ритмогенеза корневищных луков с разными вариантами малого жизненного цикла. Сделано заключение о влиянии фитоценотического фактора при переходе к гемиэфемероидности. Установлено, что преобразование морфогенеза шло путем надставок, сдвигаясь на более ранние стадии развития. При этом немаловажное значение имели возникновение вегетативного размножения, время его появления в ходе онтоморфогенеза. Приведен список первичных и производных признаков биоморф корневищных луков.

Корневищные виды рода *Allium* L. (подрод *Rhizirideum* (Koch) Wendelbo) — обширная группа, включающая в себя до 170 видов, объединенных в 15 секций (Камелин, 1973; Егорова, 1977; Фризен, 1988). Представители подрода — в основном евроазиатские виды. В Северной Америке растут только *A. schoenoprasum* L. и *A. tricoccum* Aiton (Traub, 1968). Луки встречаются в разнообразных, преимущественно горных местах (Traub, 1968; Егорова, 1977; Фризен, 1988) и образуют разнообразные жизненные формы (Черемушкина, 1989). Строение вегетативного тела представителей подрода описано во многих работах (Irmisch, 1850; Василевская, 1939; Филимонова, 1978; и др.), но в них не затрагиваются вопросы соматической эволюции луков. Трансформация же признаков биоморф корневищных луков представляет большой интерес, поскольку подрод признается одним из самых древних в роде.

Задача настоящей работы — сравнительное изучение структурно-динамических признаков жизненных форм видов подрода, выявление их эволюционной значимости и составление комплекса первичных и производных признаков биоморф луков.

Мною изучались морфология, побегообразование и онтогенез 30 видов луков (представители 13 секций подрода). Полевые исследования проводились в горных районах Казахстана, Алтая, Новосибирской и Кемеровской областей. За развитием большинства видов велись наблюдения на участке интродукции Центрального сибирского ботанического сада РО РАН (ЦСБС, Новосибирск). Помимо данных собственных исследований, при сравнительно-морфологическом анализе использовались результаты работ по лукам из других регионов (Василевская, 1939; Филимонова, 1969, 1978; Даева, 1972; Ekberg, 1972; и др.) и материалы гербариев Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (Санкт-Петербург), Казахского института ботаники (Алма-Ата), ЦСБС.

Строение побега возобновления

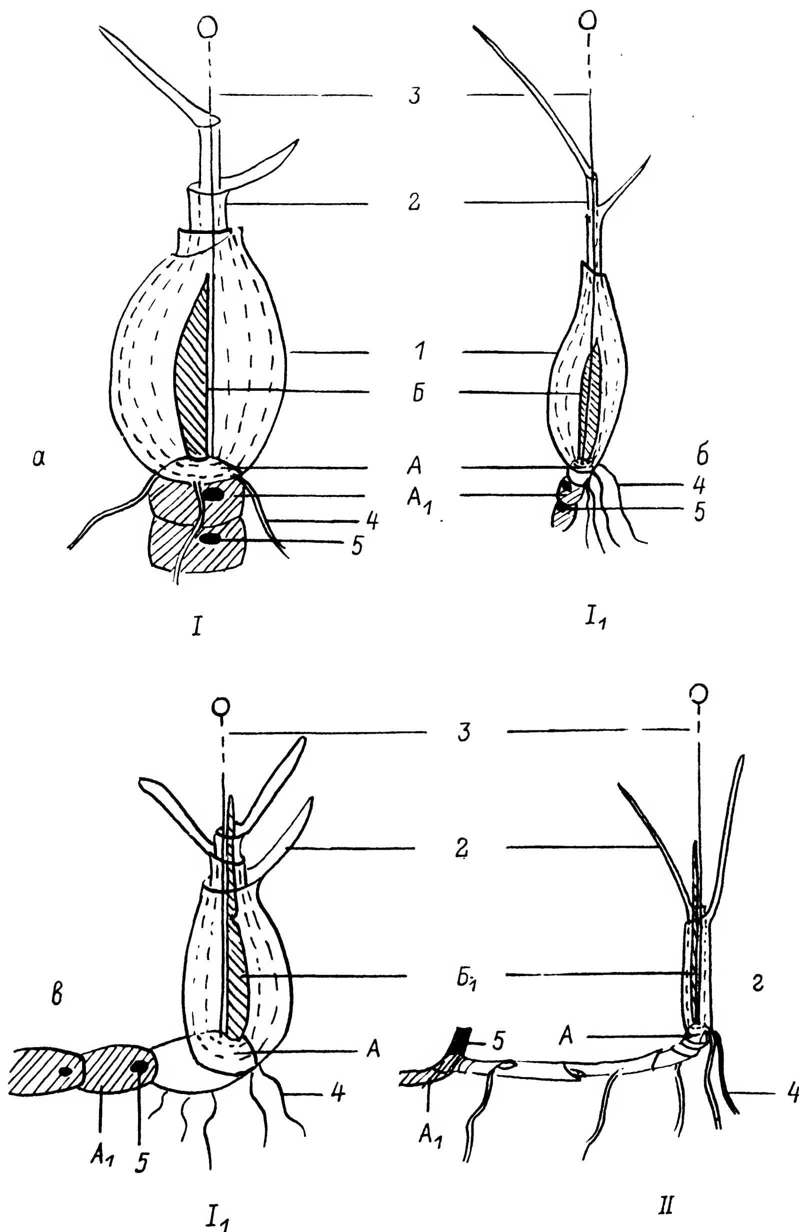
Основной структурной единицей побегового тела корневищных луков является побег возобновления (гомолог монокарпического побега), развертывающийся из почки в пазухе верхнего ассимилирующего листа. Во взрослом состоянии побеговая сфера особи представлена системой простых и разветвленных побегов возобновления. Побеги полурозеточные, корневищно-полурозеточные и корневищно-розеточные, последние всегда с неполным циклом развития. Ассимилирующие листья, собранные в розетку, отмирают ежегодно. На укороченной части побега у луков могут развиваться листья одной (срединной) или двух (низовой и срединной) формаций (см. рисунок). Формация срединных листьев характерна для видов секций *Rhizirideum*, *Butomisa* (Salisb.) Kam., *Rhizomatosa, Schoenoprasum, Caespitosoprason*,[1] растущих на степных горных склонах и долинных лугах Евразии. У луков, произрастающих в местообитаниях с более суровыми условиями (в пустынных степях и на каменисто-щебнистых склонах гор Северной и Центральной Азии), пластинка предлиста может совсем не развиться или быть в разной степени редуцированной (*A. polyrhizum* Turcz. ex Regel, *A. bidentatum*, *A. ramosum* L., *A. rubens*).

Формация низовых листьев (чешуевидных и переходных) развивается на побеге возобновления у видов секций *Reticulato-bulbosa, Oreiprason, Cepa, Phyllodolon, Annuloprason, Petroprason, Anguinum*, а также у растущих на альпийских лугах видов секции *Schoenoprasum*. Вероятно, возникновение формации низовых чешуевидных листьев у корневищных луков связано либо с освоением территорий, характеризующихся резким колебанием температур и недостатком влаги, либо с приобретением геофилии. Это предположение подтверждается способностью геофитов-мезофитов (*A. platyspathum*) и гигрофитов (*A. schoenoprasum*) в условиях культуры формировать листья только срединной формации.

Осевая укороченная часть побега возобновления многолетняя. У взрослых растений она образует симподиальное корневище, которому присущи черты эпи- и гипогеогенных корневищ. В онтогенезе особи первым звеном корневища становится гипокотиль, погруженный в почву уже в первые дни прорастания семени в результате контрактильной деятельности зародышевого корня. В дальнейшем корневище — это основание надземных ассимилирующих побегов; в большинстве случаев оно несет функцию запаса питательных веществ. Настоящее гипогеогенное корневище развивается только у псаммофита *A. caespitosum* из секции *Rhizomatosa* и, по всей вероятности, у *A. weschnjakowii* Regel, растущего на песчаных галечниках (Филимонова, 1969). Таким образом, корневище у большинства исследуемых видов неспециализированное, и мы склонны считать, что исходным для луков было эпигеогенное корневище. Такой его тип принимается многими исследователями за более архаичный, развившийся у травянистых растений в результате полегания и погружения побеговой системы в субстрат (Голубев, 1956; Гатцук, 1976; и др.).

Один из существенных признаков, по которому различаются побеги возобновления в своей подземной части и соответственно разные жизненные формы, — это направление нарастания корневища. У луков оно нарастает вертикально, косовертикально и горизонтально. Изучение формирования корневища в онтогенезе показало, что первоначально оно имело косовертикальное направление. По нашим представлениям, возникновение горизонтальных корневищ связано с освоением луками свободных местообитаний. Подобное образование неспециализированного симподиального корневища описано и у видов других родов однодольных, рассматривающихся как более примитивные в родственных таксонах (Tomlinson, 1962; Lien, 1979). Вертикальное корневище образовалось в результате

[1] Авторы таксонов, не приведенные в тексте, даны в табл. 1.



Схематичное изображение строения побега возобновления корневищных луков (число фитомеров обозначено условно).

а — *A. obliquum*; *б* — *A. goloskokovii*; *в* — *A. nutans*; *г* — *A. caespitosum*. *I* — полурозеточный моноциклический побег; I_1 — полурозеточный дициклический; *II* — корневищно-полурозеточный дициклический побег; *А* — укороченная часть побега; $А_1$ — укороченная часть побега предыдущего порядка, вошедшая в состав многолетнего корневища; *Б* — почка возобновления; $Б_1$ — растущая почка возобновления; *1* — чешуевидный лист (низовая формация); *2* — ассимилирующий лист (срединная формация); *3* — генеративная часть побега возобновления; *4* — придаточные корни; *5* — рубец от генеративной части побега возобновления предыдущего порядка.

потери способности растения к ветвлению и встречается только у геофитов. Как показано в работах В. В. Скрипчинского, Вл. В. Скрипчинского (1976) и И. Л. Крыловой (1976), при переходе к геофилии теряется или уменьшается способность к ветвлению.

Длительность жизни побега возобновления, или полный онтогенез побега (Серебрякова, 1971), у луков зависит в основном от длительности жизни подземной части побега в составе многолетнего симподиального корневища. Из табл. 1 видно, что у близкородственных видов (видов одной секции) длительность жизни корневища коррелирует с другими признаками. У гемикриптофитов с горизонтально нарастающим корневищем (секции *Rhizirideum, Butomisa, Caespitosoprason*) и геофитов (секция *Rhizomatosa*) наблюдается тенденция к увеличению длительности жизни многолетней части побега в составе корневища в более криоксерофитных условиях обитания и произрастания на бедном субстрате. При этом уменьшаются значение корневища как запасающего органа и степень выраженности луковицы, которая совсем исчезает у *A. caespitosum*.

У геофитов с косовертикально, вертикально и горизонтально нарастающим корневищем (секции *Petroprason, Oreiprason, Schoenoprasum, Annuloprason*), обитающих на луговых и лугово-степных почвах, корневище отмирает быстрее. Большинству из них свойственно формирование луковицы; запасные вещества откладываются в основном в чешуях.

У гемикриптофитов с косовертикально нарастающим корневищем и длительным его существованием луковица не формируется. Значительная толщина подземной части побега у видов секции *Reticulato-bulbosa* связана с наличием большого количества отмерших влагалищ листьев (в настоящий момент покровов) или с развитием на побеге большого количества боковых побегов разных порядков и спящих почек, что наблюдается у среднеазиатских видов (секция *Campanulata*). Часто утолщение подземных частей побегов определяется обеими причинами. В то же время на аридных территориях и на бедных каменисто-щебнистых субстратах с неустойчивым увлажнением длительность жизни многолетней части побега не превышает 2—3 лет. Для видов с коротким корневищем характерна луковица с быстро отмирающими чешуями. Подобная взаимосвязь наблюдается и у видов секций *Cepa, Phyllodolon*.

Вероятно, изменение длительности жизни корневища и степень его выраженности у видов разных жизненных форм были вызваны разными причинами. Освоение холодных и сухих местообитаний с бедными почвами привело к увеличению длительности существования подземных частей растений и одновременно к потере запасающей функции луковицы, а в дальнейшем — к ее исчезновению. Заселение аридных территорий, наоборот, способствовало сокращению, а затем полной редукции корневища и формированию хорошо выраженной луковицы с запасающими чешуями. Зависимость степени выраженности луковицы от сокращения длительности существования годичных приростов корневища показано на среднеазитских луках З. Н. Филимоновой (1969).

Ветвление побега возобновления в природе свойственно большинству видов лука. Побег слабо или совсем не ветвится у геофитов, растущих на лесных и высокогорных лугах (*A. obliquum, A. platyspathum, A. flavidum, A. hymenorhizum*). Видимо, у них геофилия развилась как приспособление к уходу от конкуренции с другими видами. Подобный путь адаптации характерен для некоторых групп эфемероидных геофитов (Скрипчинский, Скрипчинский, 1976).

Влияние фитоценотического фактора на интенсивность ветвления побега возобновления сказывается и на особях одного вида, произрастающих в разных ценозах. Так, в задернованных ценозах гемикриптофиты с горизонтально нарастающим корневищем (*A. nutans* и *A. senescens*) почти не ветвятся, в то время как на слабо заросших каменисто-щебнистых субстратах ветвление усиливается. Потенциальные способности изученных видов формировать разветвленный побег выявлены при интродукционном эксперименте: особи видов разных жизненных

ТАБЛИЦА 1

Характеристика подземной части побега возобновления корневищных луков

Вид	Число живых приростов	Условный возраст, лет	Наличие луковицы	Продолжительность существования покровов побега, лет
Секция *Rhizirideum* G. Don fil. ex Koch				
Allium nutans L.	4—6	6—8	+	1
A. rubens Schrad. ex Willd.	6—8	8—11	+	1—2
A. senescens L.	3—5	3—5	+	1
A. angulosum L.	4—6	4—6	—	1
A. anisopodium Ledeb.	5—8 (10)	8—12	—	1
Секция *Caespitosoprason* Friesen				
A. bidentatum Fisch. ex Prokh.	7—8	10—12	—	2—4
Секция *Rhizomatosa* Egor.				
A. caespitosum Siev. ex Bong.	9—10	10—11	—	1
Секция *Reticulato-bulbosa* Kam.				
A. lineare L.	5—6	7—9	—	7—9
A. flavidum Ledeb.	5—6	7—9	—	6—9
A. oreoprasum Schrenk	6—7	9—10	—	7—9
A. drobovii Vved.	12*		—	
Секция *Campanulata* Kam.				
A. barsczewskii Lipsky	5—7	5—7	—	5—7
A. trachyscordum Vved.	4—5*		—	5—7
A. dolychostylum Vved.	5—6	9—10	—	5—6
Секция *Petroprason* F. Herm.				
A. obliquum L.	2—3	5—6	+	1—2
A. platyspathum Schrenk	3—4	5—6	+	1
A. hymenorhizum Ledeb.	9	12	+	12
Секция *Oreiprason* F. Herm.				
A. kasteki M. Pop.	5—8	10—15	+	10—15
A. goloskokovii Vvel.	3—4	8—14	+	6—8
A. kurssanovii M. Pop.	4—5*	6—8	+	5—6
A. petraeum Kar. et Kir.	3—5	6—8	+	6—8
A. globosum Bieb. ex Redouté	2	6—7	+	3—5
A. subtilissimum Ledeb.	4—6	17—18	+	7—9
Секция *Cepa* (Moench) Prokh.				
A. galanthum Kar. et. Kir.	5—7	8—9	+	7—8
A. oschaninii Fedtsch.	1—3*	4—6	+	1—3
Секция *Phyllodolon* (Salisb.) Prokh.				
A. altaicum Pall.	4—5	5—6	+	5—6
Секция *Schoenoprasum* Dumort				
A. schoenoprasum L.	4—6 (8)	5—9	+	2—3
Секция *Annuloprason* Egor.				
A. atrosanguineum Kar. et Kir.	3—4	5—6	—	1—2
Секция *Anguinum* G. Don fil. ex Koch				
A. victorialis L.	8—10	8—10	—	3—4

Примечание. * Данные З. Н. Филимоновой (1969); «+» — наличие, «—» — отсутствие луковицы.

форм в культуре интенсивно ветвятся. Все это дает основание принять за первичный признак редкое ветвление, а неветвящиеся и сильно ветвящиеся формы рассматривать как производные.

Ветвление побега возобновления у луков бази- и мезотонное. Филимонова (1978) на основании изучения ветвления среднеазиатских луков подрода *Rhizirideum* делает вывод, что редкое мезотонное ветвление свойственно мезофильным видам, а базитонное ветвление и превращение боковых почек в спящие развились у видов в засушливых или сухих, но холодных условиях. Сходные результаты получены и при изучении характера ветвления корневищных луков Северной Азии. В этом же направлении меняются способ ветвления и тип побега — от только интравагинального (*A. nutans, A. senescens, A. rubens* из секции *Rhizirideum*) до смешанного — интра- и позднеинтравагинального (*A. caespitosum* из секции *Rhizomatosa*; *A. mongolicum* из секции *Caespitosoprason*).

Малый жизненный цикл (МЖЦ) и ритм развития

Побеги возобновления изученных видов различаются и по цикличности развития, ритму и степени сформированности почек возобновления с осени. Исходя из этого было выделено три варианта малого жизненного цикла (Черемушкина, 1985).

I вариант. Внутрипочечная фаза длится 1.5—2 мес, внепочечная — 14 мес и более. Побег возобновления ди-, три- и полициклический. За год до цветения конус нарастания обычно остается вегетативным, но иногда у некоторых видов начинают формироваться элементы соцветия. Вегетативная часть побега закладывается квантами одинаковой величины. Процессы формирования фитомеров и их роста чередуются (секции *Rhizirideum, Caespitosoprason, Rhizomatosa, Butomisa*).

II вариант. Внутрипочечная фаза длится 12—13 мес, внепочечная — 11—11.5 мес. Побег возобновления озимый моноциклический. Генеративные органы частично сформированы за год до цветения. Фитомеры закладываются двумя квантами. Процессы формирования фитомеров и их роста идут параллельно (секции *Cepa, Phyllodolon, Reticulato-bulbosa*).

III вариант. Внутрипочечная фаза длится 19 мес, внепочечная — 4—4.5 мес. Побег возобновления моноциклический. Генеративные органы полностью сформированы за год до цветения. Фитомеры закладываются двумя квантами (секции *Anguinum, Petroprason, Campanulata*).

Корневищные виды по длительности вегетации делятся на длительновегетирующие (I и II варианты) и коротковегетирующие (III вариант). Опыты с модельными видами луков в теплице и на участке интродукции показали, что зимний покой у видов с I и II вариантами МЖЦ вынужденный, т. е. ритм развития ассимиляционной поверхности не совпадает с годовой климатической ритмикой, что является признаком унаследованным, вероятно, от предковых форм видов, живших в условиях более мягкого климата. Данные виды можно отнести к апериодичным (Diels, 1913), так как они не имеют глубокого органического покоя. У видов с III вариантом МЖЦ зимний покой органический; очевидно, в процессе эволюции он развился в результате адаптации к резкой сезонности климата либо к определенным фитоценотическим условиям обитания (произрастание на лесных горных лугах, в черневой тайге и горном криволесье). Таким образом, мы склонны рассматривать апериодичность как первичный признак видов рода, а строгий ритм вслед за R. Scharfetter (1953) и И. Г. Серебряковым (1966) как производный признак. Это подтверждается и поведением видов с III вариантом МЖЦ в условиях культуры. У особей в прегенеративном периоде может увеличиваться период вегетации, а в генеративном возможно появление у них итеративных и дициклических побегов подобно видам с I вариантом МЖЦ.

Сравнение длительности жизни ассимилирующей поверхности у разных видов с I вариантом МЖЦ показало, что ритмика большинства видов соответствует бореальному климаритму. Только у центральноазиатских видов характер вегетации соответствует аридному континентальному климату, адаптация к которому выразилась в периодической вегетации (Борисова и др., 1976). Однако, несмотря на лабильность ритма ассимилирующих листьев и различий в осеннем состоянии почки возобновления, такие черты МЖЦ, как короткая внутрипочечная и длительная внепочечная фазы развития побега и характер ритмической деятельности конуса нарастания, остаются неизменными.

Усиливающаяся с продвижением с севера на юг летняя засуха и неустойчивое увлажнение каменисто-щебнистых, а часто южных склонов способствовали выработке у корневищных луков МЖЦ с II вариантом. У особей увеличилась внутрипочечная фаза развития побега, появились большая автономность внутрипочечной фазы развития побега от внепочечной и большая степень сформированности генеративных органов в зимующей почке. Кривая длительности жизни ассимилирующей поверхности имеет 2 пика, что соответствует климату средиземноморского типа. Перерыв в вегетации обусловлен перестройкой ритмики побега возобновления, в частности развертыванием побега возобновления осенью (во влажный период) и продолжением развития весной следующего года, т. е. у видов со II вариантом МЖЦ (*A. goloskokovii, A. galanthum*) изменяется и тип побега, он становится озимым моноциклическим. Длительность периода полупокоя определяется временем летнего засушливого периода. Во влажные годы продолжительность полупокоя может резко сокращаться. Тип побега приближается к дициклическому. Эта же тенденция отмечена у особей и в культуре. Цикличность побега в разных эколого-географических условиях у одного и того же вида может меняться. Так, у *A. altaicum* с поднятием в горы тип побега из озимого моноциклического становится моноциклическим, что связано с сокращением вегетационного периода по мере увеличения высоты над уровнем моря. В южных популяциях *A. galanthum* также может меняться тип побега — от озимого к моноциклическому, но решающим фактором здесь является засуха, распространяющаяся часто на осенний период.

Виды с III вариантом МЖЦ обладают наибольшей автономностью развития от факторов внешней среды. Развертывание и рост побега возобновления происходят только после того, как окончательно сформировались все зачатки, включая генеративные, в почке. По длительности жизни ассимилирующего аппарата это коротковегетирующие виды с моноциклическими побегами — эфемероиды и гемиэфемероиды. Гемиэфемероиды можно рассматривать как группу, производную от летне-осенневегетирующих растений. Эта ритмо-группа может эволюционировать в сторону эфемероидности (Степанов, 1968; Ротов, 1976). Однако причины возникновения гемиэфемероидности и эфемероидности у корневищных луков не одинаковы. В лесах и на открытых ценозах (в степях и луговых степях) идет адаптация к ритмам фитоценозов и определяется недостаточной освещенностью под пологом леса (*A. victorialis*), конкуренцией с другими экологически более сильными видами (*A. obliquum*). На субальпийских лугах и в аридных условиях приспособление идет прежде всего к климаритму — резко выраженной жаре и засухе (*A. barsczewskii, A. trachyscordum* и другие виды секции *Campanulata*), короткому вегетационному периоду (*A. platyspathum*).

В настоящее время считается, что возникновение эфемероидности сопровождается изменением морфологической структуры по линии редукции, специализации и автономизации (Хохряков, 1975; Скрипчинский, Скрипчинский, 1976). У луков редукция выражается в сокращении цикличности развития побегов и числа листьев на побеге — от большого числа у длительновегетирующих видов (секции *Rhizirideum*) до 3—4 у коротковегетирующих (*A. victorialis, A. trachyscordum*). Однако, несмотря на то что перестройка ритма идет параллельно с преобразованием морфологической структуры, у корневищных луков

трансформация срединных листьев в чешуевидные, а чешуевидных — в запасающие не всегда совпадает с перестройкой ритма сезонного развития (например, у видов секции *Schoenoprasum*).

Сопоставление характера ритмичности деятельности конуса нарастания у некоторых корневищных луков с разными вариантами МЖЦ показывает, что адаптация к условиям обитания, видимо, происходила на уровне перестройки не только структурной, но и временнóй организации эмбриональной фазы развития побега. Подгонка ритмической деятельности конуса нарастания к строгому ритму в процессе приспособительной эволюции, вероятно, проходила поразному. Так, у *A. nutans*, кроме сохранения периодичности заложения метамеров и их роста, появление мелкоквантовости [22] и быстрого темпа отчленения зачатков в течение одного сезона можно рассматривать как адаптацию к укороченному благоприятному для роста периоду.

У *A. galanthum* и *A. goloskokovii* приспособление шло по пути апериодичности заложения и распускания листьев, т. е. частичной автономности внутрипочечного роста. *A. obliquum*, несмотря на медленное отчленение фитомеров, обладает автономностью внутрипочечного развития побега, характерного для гемиэфемероидных и эфемероидных геофитов.

Анализ ритмологических признаков видов с разными вариантами МЖЦ позволяет утверждать, что в приспособительной эволюции корневищных луков изменение ритма играло немаловажную роль. Я склонна считать наиболее примитивными признаками ритма апериодичность, чередование процессов заложения и формообразования, медленные темпы деятельности конуса нарастания и заложение соцветия в год цветения. Гипотетическая схема возможного пути ритмогенеза (термин Б. П. Степанова, 1968) корневищных луков представлена в табл. 2.

ТАБЛИЦА 2

Возможные пути ритмогенеза корневищных луков

Феноритмотип					Варианты малого жизненного цикла
Весенне-летне-осеннезеленый,	⟶	Периодически зеленый			I
апериодический	⟶	Летнезеленый	⟶	Весеннезеленый	
Весенне-летне-осеннезеленый, с периодом полупокоя в конце лета, апериодический	⟶	Весенне-летнезеленый	⟶	Весеннезеленый	II
		↓			
		Весенне-раннелетнезеленый	→	Весеннезеленый (эфемероид)	III

Онтоморфогенез и строение взрослой особи

При сравнении хода онтоморфогенеза корневищных луков выявлено 6 его основных типов (Черемушкина, 1989). У большинства видов в онтогенезе сменяются следующие морфологические структуры: первичный побег—разветвленный первичный побег—первичный куст—рыхлая (плотная) дерновина—кустящаяся партикула—некустящаяся партикула (рыхлые и плотные дерновинные жизненные формы). Различия в ходе морфогенеза видов других жизненных форм состоят в смене IV фазы морфогенеза: выпадает фаза рыхлой (плотной)

[2] Изучая особенности ритмической деятельности конуса нарастания злаков, Т. И. Серебрякова (1971) выдвинула положение о возможной эволюции ритма формирования побега от «крупноквантовых» (с большой емкостью почки) к «мелкоквантовым» (с малой емкостью почки).

ТАБЛИЦА 3

Вегетативное размножение и степень вегетативной подвижности корневищных луков

Вид	Жизненная форма	Корневище	Начало ветвления (возрастное состояние)	Начало вегетативного размножения	Степень омоложения (возрастное состояние дочерних особей)	Годичный прирост, см	Вегетативная подвижность
A. obliquum	Однопобеговая	Короткое вертикально нарастающее	—	—	—	0.2—0.3	Отсутствует
	Рыхлая дерновинная	Короткое косовертикально нарастающее	g_2	g_2	g_2—s	0.2—0.3	То же
A. goloskokovii	То же	То же	im	g_1	g_1—s	0.2—0.3	» »
A. galanthum	» »	» »	v	g_2	g_1—s	0.4—0.5	» »
A. victorialis	» »	» »	im	v	v—s	0.4—0.5	» »
A. senescens	» »	Короткое горизонтально нарастающее	im	g_2	g_2—s	0.4—0.5	Малая подвижность
A. nutans	Расползающаяся дерновинная	То же	im	g_2	g_2—s	1.0—1.5	То же
A. rubens	Плотная дерновинная	» »	j	g_2	g_2—s	0.2—0.3	Отсутствует
A. bidentatum	Сверхплотная дерновинная	» »	im	g_2	g_2—s	0.1—0.2	То же
A. caespitosum	Рыхлокустовая	» »	j	v—g_1	im—s	0.3—0.5	Малая подвижность
	Длиннокорневищно-кустовая	Длинное горизонтально нарастающее	j	v	j—s	3.0—10.0	Высокая подвижность

Примечание. Возрастные состояния: j — ювенильное, im — имматурное, v — виргинильное, g_1 — молодое генеративное, g_2 — средневозрастное генеративное, g_3 — старое генеративное, s — сенильное.

дерновины, характерная для взрослых особей, появляются фазы сверхплотной дерновины, рыхлого куста или системы парциальных кустов и побегов. Преобразования идут путем надставок, сдвигаясь на все более ранние сроки, т. е. становление жизненной формы взрослых растений происходит на более ранних этапах онтогенеза.

Одним из показателей продвинутости жизненных форм считаются наличие вегетативного размножения (степень вегетативной подвижности) и время его появления в ходе онтоморфогенеза (Серебрякова, 1971; Юсуфов, 1971).

Вегетативное размножение с помощью специализированных органов у большинства корневищных луков отсутствует. Особи вегетативного происхождения образуются в результате полной партикуляции ветвящегося материнского растения. Время появления вегетативного размножения в онтогенезе определяется временем отмирания корневища с базального конца и обособлением боковых побегов. Вегетативная подвижность связана с нарастанием корневища и длиной годичного прироста (табл. 3).

У короткокорневищных жизненных форм с косовертикально нарастающим корневищем, несмотря на определенный сдвиг по времени появления в онтогенезе вегетативного размножения на более раннее возрастное состояние, вегетативная подвижность отсутствует, что связано с косовертикальным нарастанием корневища и его малым годичным приростом. Возрастное состояние вегетативного потомства варьирует от виргинильного до сенильного и находится в прямой зависимости от начала вегетативного размножения. Таким образом, виды с косовертикально нарастающим корневищем можно расположить в ряд по степени усиления вегетативного размножения, приводящего к увеличению общей продолжительности онтогенеза, что стало очень важным фактором для жизни в условиях сезонного климата.

У жизненных форм с горизонтально нарастающим корневищем наблюдается та же тенденция проявления способности к вегетативному размножению на все более ранних этапах онтогенеза, но в отличие от косовертикально нарастающих луков увеличивается степень вегетативной подвижности, которая наиболее высока у *A. caespitosum*. Этот вид характеризуется неспециализированным и специализированным размножением, последнее свойственно длиннокорневищно-кустовой жизненной форме. Вегетативно возникшие особи по возрастному состоянию более молодые, чем материнские. Образование омоложенных особей вегетативного происхождения надо рассматривать как продвинутый признак: он дает возможность виду удерживать за собой занятую территорию. Построенный

ТАБЛИЦА 4

Первичные и производные признаки жизненных форм корневищных луков

Признаки	
первичные	производные
Апериодичность развития	Сезонность развития
Вегетация длительная	Тенденция к эфемероидности
Соцветие закладывается весной	Соцветие закладывается осенью
Побеги полициклические	Побеги моноциклические
Предлист зеленый	Предлист чешуевидный
Запасающие чешуи отсутствуют	Запасающие чешуи имеются
Почки открытые	Почки закрытые
Побеги интравагинальные	Побеги пассивно-экстравагинальные
Корневище короткое, эпигеогенное, косовертикально нарастающее	Корневище длинное, гипогеогенное или вторично эпигеогенное, горизонтально и вертикально нарастающее
Ветвление слабое	Сильно ветвящиеся формы или ветвление подавлено
Мезофиты	Ксеро- и гигрофиты
Гемикриптофиты	Геофиты

биологический ряд жизненных форм с горизонтальным нарастанием корневища, вероятно, является и морфогенетическим, поскольку, по представлениям А. П. Хохрякова (1975), в процессе филогенеза у семенных растений происходила интенсификация вегетативной подвижности.

С учетом всех намеченных тенденций изменения признаков был составлен список первичных и производных признаков жизненных форм корневищных луков (табл. 4).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Борисова И. В., Беспалова З. Г., Попова Т. А. Особенности фенологического развития растений степных и пустынных сообществ Северной Гоби (МНР) // Проблемы экологической морфологии растений. М.: Наука, 1976. С. 239—255. — *Василевская В. К.* Систематические признаки в строении луковицы у видов рода *Allium* L. // Президенту АН СССР, академику В. Л. Комарову. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1939. С. 174—190. — *Гатцук Л. Е.* Содержание понятия «травы» и проблема их эволюционного положения // Проблемы экологической морфологии растений. М.: Наука, 1976. С. 55—130. — *Голубев В. Н.* О биологическом значении геофилии у травянистых растений // Бот. журн. 1956. Т. 41. № 2. С. 236—242. — *Даева О. В.* Жизненный цикл развития некоторых кавказских видов лука // Бюл. ГБС. 1972. Вып. 84. С. 55—61. — *Егорова Т. В.* Род *Allium* L. // Растения Центральной Азии. Л.: Наука, 1977. Вып. 7. С. 18—67. — *Камелин Р. В.* Флористический анализ естественной флоры горной Средней Азии. Л.: Наука, 1973. 354 с. — *Крылова И. Л.* Эволюция морфологической структуры побегов и ритма развития на примере видов рода *Scopolia* Jacq. emend. Link // Проблемы экологической морфологии растений. М.: Наука, 1976. С. 208—215. — *Ротов Р. А.* Морфолого-биологические особенности луковичных эфемероидов на примере рода *Fritillaria* L. и других близких родов семейства лилейных // Проблемы экологической морфологии растений. М.: Наука, 1976. С. 186—193. — *Серебряков И. Г.* Соотношение внутренних и внешних факторов в годичном ритме развития растений // Бот. журн. 1966. Т. 51. № 7. С. 923—938. — *Серебрякова Т. И.* Морфогенез и эволюция жизненных форм злаков. М.: Наука, 1971. 359 с. — *Скрипчинский В. В., Скрипчинский Вл. В.* Морфобиологические основы онтогенеза эфемероидных геофитов и проблема его эволюционного становления // Проблемы экологической морфологии растений. М.: Наука, 1976. С. 167—185. — *Степанов Б. П.* Ритм сезонного развития растений одной из ассоциаций чернопихтово-широколиственных лесов Южного Приморья // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1968. Т. 73. Вып. 5. С. 98—113. — *Филимонова З. Н.* Морфогенез корневища некоторых видов рода *Allium* L. // Интродукция и акклиматизация растений. Ташкент: ФАН, 1969. Вып. 5. С. 110—116. — *Филимонова З. Н.* Вегетативное размножение диких среднеазиатских луков // Интродукция и акклиматизация растений. Ташкент: ФАН, 1978. Вып. 15. С. 107—121. — *Фризен Н. В.* Луковые Сибири. Новосибирск: Наука, 1988. 184 с. — *Хохряков А. П.* Закономерности эволюции растений. Новосибирск: Наука, 1975. 200 с. — *Черемушкина В. А.* Особенности ритма сезонного развития и варианты малого жизненного цикла корневищных луков // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1985. Т. 90. Вып. 4. С. 96—106. — *Черемушкина В. А.* Морфогенез корневищных луков. Деп. в ВИНИТИ АН СССР. М., 1989. № 3546-В89. 37 с. — *Юсуфов А. Г.* К вопросу о значении регенерации и вегетативного размножения в прогрессивной эволюции растений // Журн. общ. биол. 1971. Т. 32. № 5. С. 584—596. — *Diels L.* Das Verhältniss von Rhytmik und Verbreitung bei Perennen des europäischen Sommerwaldes // Ber. deutsch. Bot. Ges. 1913. Bd 34. H. 6. S. 1—348. — *Ekberg L.* Studies in the genus *Allium* L. V. Bulb structure in the section *Anguinum* // Bot. Notiser. 1972. Vol. 125. N 1. P. 87—92. — *Irmisch J.* Zur Morphologie der monokotylischen und Zwiebelgewachse. Berlin, 1850. — *Lien S. M.* Growth forms in the *Alismatales*. II. Two rhizomatous species: *Sagittaria lancifolia* and *Butomus umbellatus* // Canad. J. Bot. 1979. Vol. 57. N 21. P. 2353—2373. — *Scharfetter R.* Biographien von Planzensippen. Wienâ: Springer-Verlag, 1953. 546 S. — *Tomlinson P. B.* Phylogeny of the *Scitamineae*. Morphological and anatomical considerations // Evolution. 1962. Vol. 16. N 2. P. 192—231. — *Traub H. P.* The subgenera, sections, subsections of *Allium* L. // Plant Life. 1968. Vol. 24. P. 147—163.

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
Новосибирск

Получено 3 IX 1991

SUMMARY

The morphology of mature plants, the short life cycle, the rhythm of the seasonal development and ontomorphogenesis have been studied in 54 species from 13 sections of the subgenus *Rhizirideum* (Koch) Wendelbo of the genus *Allium* L. The list of primary and derived characters of life forms has been compiled on the basis of transformation of these characters in the extant species. The possible trends in the rhythmogenesis of the rhizomatous onions are outlined.

УДК 581.555.22

Б. А. Юрцев, И. Б. Кучеров

МИКРОПОЯСНЫЙ РЯД ТУНДРОВЫХ СООБЩЕСТВ СЕВЕРНОГО ГОРНОГО СКЛОНА (СРЕДНЕЕ ТЕЧЕНИЕ РЕКИ ПАЛЯВААМ НА ЗАПАДЕ ЧУКОТСКОГО НАГОРЬЯ) КАК ОТРАЖЕНИЕ ГРАДИЕНТА НИВАЛЬНОСТИ

B. A. YURTSEV, I. B. KUCHEROV. THE MICROZONAL SEQUENCE OF THE TUNDRA PLANT COMMUNITIES OF THE NORTHERN MOUNTAIN SLOPE (THE MIDDLE REACHES OF THE RIVER PALYAVAAM IN THE WEST OF THE CHUKOTKA MOUNTAINS) AS THE REFLECTION OF THE WINTER SNOW GRADIENT

Внутриландшафтные различия в распределении снега приобретают в тундровой зоне и высокогорьях специфическое экологическое значение, определяя длительность периода вегетации и условия перезимовки. Даны краткий очерк растительности и характеристика ботанико-географической ситуации в районе исследований — среднем течении р. Паляваам (энклав либо северная окраина подзоны южных гипоарктических тундр с повышенными разнообразием и ценотической ролью кустарников; положение — у восточной границы Западночукотского округа Чукотской провинции, в его пределах; в локальной флоре насчитывается свыше 390 видов и подвидов сосудистых растений). Приведены конспект и сводные таблицы описаний 5 сообществ, образующих микропоясный ряд (хионогенную фитокатену) на северном горном склоне: каждое описание относится к специфической ступени нивальности (от ахионной до мегахионной близ ядра перелетовывающего снежника) и соответствует контрастному типу сообществ.

Одним из самых важных и специфических экологических факторов, контролирующих внутриландшафтное распределение видов растений, их сообществ и экосистем в зонах и высотных поясах гор с холодным климатом, является зимнее распределение снега (его перераспределение зимними ветрами), от которого непосредственно зависит время схода снегового покрова на различных местоположениях. Этот фактор имеет определенный экологический эффект и в других зонах и поясах, но там его действие выражается главным образом в неодинаковом увлажнении почвы и в защите ее от промерзания. Между тем в холодных безлесных зонах и горных поясах, где период вегетации существенно сокращен, а его длительность — лимитирующий фактор в минимуме, любое дополнительное сокращение бесснежного периода исключает возможность нормального развития многих арктических и высокогорных видов, предоставляя в то же время конкурентные преимущества комплексу нивальных видов-хионофитов с ускоренным прохождением сезонного цикла развития (Полозова, 1984). Места же, открытые зимним ветрам и потому подверженные зимой снеговой корразии, отличаются особой жесткостью условий для перезимовки растений.

Глубина снегового покрова коррелирует с многими другими экологическими факторами. Так, снег аккумулируется, как правило, в отрицательных формах рельефа (сдувается — с положительных) с тенденцией к накоплению влаги, мелкозема и переносимой ветром «трухи». Для формирования снежников на склонах гор и их подножиях большое значение имеет экспозиция склона, в частности открытость или укрытость его по отношению к господствующим в зимнее время

ветрам. В восточносибирской Арктике и на Западной Чукотке (секторе, где зимний азиатский антициклон мощнее арктического, формирующегося над Северным Ледовитым океаном) зимой преобладают южные ветры (дующие с материка), а самые мощные снежники приурочены к северным склонам, что задерживает таяние снежников. В Берингийском секторе Арктики (начиная с Центральной Чукотки) зимой ветры дуют из Арктики в сторону области Алеутского минимума, а самые мощные накопления снега характерны для южных склонов (Юрцев, 1974).

Зависимость тундровой растительности от глубины снега в зимнее время в той или иной форме освещается в большинстве работ, где характеризуется растительность конкретного района Арктики, в том числе и Чукотской тундры. Специально хионофитной растительности Чукотки посвящены работы В. Ю. Разживина (1983, 1984), хионофобной — работы С. А. Баландина (1978, 1984), биолого-морфологическому сопоставлению характерных хионофитов и хионофобов Чукотки — статья Т. Г. Полозовой (1984).

Наиболее простая и наглядная форма выявления и анализа зависимости состава и строения сообществ от зимней глубины снега — заложение хионо-геоботанического профиля, т. е. трансекты из примыкающих пробных площадей, начинающейся на выпуклых элементах рельефа (область сдувания снега) и кончающейся у подножия склона (область надувания снега).

В геоботанической литературе о Чукотке удачным образцом подобного исследования может служить статья Баландина и Разживина (1980), в которой содержатся описание и анализ 2 таких профилей на юго-восточном побережье Чукотского п-ова (окр. с. Янракыннот). На обоих профилях авторами были проведены снегомерные наблюдения весной и летом 1977 г. Оба профиля охватывают исключительно кальцефитные варианты растительности, что затрудняет их сравнение с теми районами, где таковые отсутствуют (ввиду очень серьезных флористических различий растительности на карбонатных и на кислых породах).

Классификации микропоясных рядов некальцефитных сообществ в связи с градиентом нивальности (хиогенных фитокатен) на юго-востоке Чукотского п-ова посвящена работа А. Е. Катенина и Г. С. Резвановой (1991). Для района наших исследований классификацию более широко понимаемых фитокатен (в том числе и отражающих градиент нивальности) предложил С. С. Холод (1991). Классификационная направленность этих работ не позволила их авторам достаточно детально проанализировать каждый профиль.

Летом 1989 г. авторами данной статьи был заложен и описан хионо-геоботанический профиль [1] в западной части Чукотского нагорья на восточной окраине Западночукотского округа Континентальночукотской подпровинции Чукотской провинции (Юрцев, 1973; Юрцев и др., 1979) в среднем течении р. Паляваам. Растительный покров данного района был обследован в 1980 и 1989 г. сотрудниками Полярной экспедиции БИН АН СССР по программе ботанико-географического полустационара (Юрцев, 1975). В 1980 г. были обследованы также почвы (Г. М. Быстряков) и микроклимат на основных типах экотопов (Э. Г. Богданова). Проведены общее обследование локальной флоры сосудистых растений и растительности территории (группа участников), изучение парциальных флор (Б. А. Юрцев), бриофлоры (О. М. Афонина), структуры растительного покрова в связи с крупномасштабным картированием (С. С. Холод), а также сообществ кустарниковых ив (Н. А. Секретарева), реликтовых степных сообществ (Е. Ю. Слинченкова), биоморф растений (Т. Г. Полозова), сукцессионных отношений сообществ (авторы данной статьи).

---

[1] Авторы выражают искреннюю признательность О. М. Афониной за определение мхов, А. Д. Потемкину за определение печеночников, И. И. Макаровой за определение лишайников, собранных на профиле.

Краткая характеристика растительного покрова в среднем течении р. Паляваам

Выбор района среднего течения р. Паляваам (выше бывшего пос. Паляваам) сделан по результатам кратковременного (6 дней) обследования флоры и растительности участка в 1973 г. (С. А. Баландин, В. Ю. Разживин, А. К. Сытин, Б. А. Юрцев), когда были выявлены многие черты его своеобразия по сравнению с ранее обследованными пунктами близ западной окраины Чукотского нагорья у восточного побережья Чаунской губы (поселки Певек, Красноармейский, Комсомольский и др.). Отметим в первую очередь резкое повышение уровня богатства локальной флоры: около 390 видов и подвидов сосудистых растений (по сравнению с числом видов в упомянутых пунктах — около 200—менее 250) — уровень, характерный, скорее, для богатых горных флор востока Чукотского п-ова и нижнего течения р. Анадырь.

Причины столь значительного повышения уровня флористического богатства в среднем течении р. Паляваам можно приписать совокупному эффекту ряда ботанико-географических и общегеографических обстоятельств.

1. Район расположен в полосе перехода от массивной центральной части Чукотского нагорья к его причаунской, сильнее расчлененной окраине, где низкогорные гряды чередуются с обширными межгорными депрессиями, уменьшается количество осадков, возрастает континентальность климата.

2. Низкогорья, примыкающие к восточному побережью Чаунской губы, находятся в Яно-Чукотской области позднемезозойской складчатости. Здесь преобладают кислые осадочные породы, прорванные гранитными батолитами. С района же исследований начинается область позднемезозойских изверженных пород Охотско-Чукотского вулканического пояса. Здесь широко распространены вулканиты не только кислого, но и среднего состава (андезиты, дациты, их туфы), формирующие в транзитно-аккумулятивной геохимической зоне (ложбины стока, подножия и шлейфы склонов) обогащенные основаниями субстраты, где произрастает и ряд кальцефитов. Повышенная концентрация видов в районе исследований приурочена как раз к выходам андезитов, дацитов и их туфов, а северо-восточная часть района (с выходами кислых лав) имеет обедненный набор видов с активизацией ацидофитов.

3. Район исследований лежит у западного предела более или менее непрерывного распространения ледниковых отложений в Чукотском нагорье: западнее ледники отсутствовали или локализовались вокруг более высоких гранитных поднятий (например, к востоку от пос. Певек). Расположенный в районе Чаунской губы обширный рефугиум позднеледниковья сообщался «бельским» коридором (долина р. Белой — левого крупного притока р. Анадырь) с неоледеневавшими районами в среднем и верхнем течении р. Анадырь и с неоледеневавшей областью полярного шельфа. Отсюда — черты «рефугиальности» в составе флоры среднего течения р. Паляваам, в том числе сочетание уникальных находок криоксерофитов [таких как *Hedinia czukotica*[2] с центральноазиатскими связями (Юрцев и др., 1987) или преимущественно американский *Erigeron compositus*], а также открытие здесь одной из самых богатых в чукотской тундре степных колоний (Юрцев, 1981, 1986; Полозова, 1983) с местонахождениями видов, более обычных на известняках востока Чукотского п-ова, таких как *Carex bicolor, C. krausei.* Последние, очевидно, расселялись вдоль южных, более активных окраин горных ледников, питавшихся влагой воздушных масс южноберингийско-северопритихоокеанского генезиса.

---

2 Латинские названия сосудистых растений приведены по Юрцеву с соавт. (1979), мхов — по Афониной (1988а, б), печеночников — по Жуковой и Катенину (1975), лишайников — по Макаровой и Катенину (1990).

4. В растительном покрове среднего течения р. Паляваам континентальные виды резко преобладают над субокеаническими, а собственно океанические виды отсутствуют. В рассматриваемом долготном секторе проходят восточные границы ареалов целого ряда видов: западночукотского эндемика *Hedinia czukotica*, восточносибирских видов *Senecio jacuticus, Eritrichium sericeum* subsp. *sericeum, Phlojodicarpus villosus, Delphinium middendorffii*, восточные границы азиатских частей ареалов *Carex duriuscula* и *Artemisia laciniatiformis*; кроме того, восточные границы ареалов преимущественно сибирских *Poa sibirica, Galium densiflorum, Allium strictum, Tanacetum boreale, Nardosmia gmelinii, Alyssum obovatum, Salix myrtilloides*, а также северо-восточная граница *Chamaedaphne calyculata* в Азии. Наблюдаются и западные границы в распространении небольшого числа видов: *Erigeron compositus, Pedicularis lanata, Cardamine digitata*; кроме того, западные границы северных выступов ареалов *Betula cajanderi, B. extremiorientalis* и чукотского фрагмента ареала *Astragalus pseudadsurgens*. Все эти факты заставляют проводить границу между Западночукотским и Центральночукотским округами Континентальночукотской подпровинции Чукотской провинции Арктической флористической области (Юрцев, 1973; Юрцев и др., 1979) несколько восточнее рассматриваемого района.

5. В отличие от всех остальных (более северных) точек, изученных нами в западной (причаунской) части Чукотского нагорья, району среднего течения р. Паляваам свойственна подзональная ситуация южной гипоарктической («кустарниковой») тундры, а не средней гипоарктической («типичной тундры», в понимании Б. Н. Городкова и других отечественных авторов; «средней субарктической», по В. Д. Александровой, 1977; основного варианта северной гипоарктической, по Юрцеву, 1973). Впрочем, растительность южнотундрового типа приурочена только к самой нижней высотной полосе — от ~200 м (абсолютные отметки днища долины) до 250—270 м над ур. м., выше она сменяется растительностью «типичной тундры» (средней гипоарктической), а выше 500 м — верхней гипоарктической с переходом в ороарктическую практически без участия гипоарктических видов, в том числе гипоарктических кустарничков. Поскольку верхнегипоарктические и ороарктические тундры появляются лишь в привершинной части самых высоких сопок, сомкнутая растительность встречается здесь фрагментарно среди темноокрашенных эпилитнолишайниковых группировок ранних стадий литосерий, нередко, но необоснованно именуемых «холодной каменистой пустыней», с рассеянными куртинами цветковых: *Luzula confusa, Hierochloë alpina, Potentilla elegans*, стланичек *Dryas punctata*; даже на вершине горы 697 м как редкость найден багульник *Ledum decumbens*.

Однако и в самой нижней высотной полосе ситуация южной гипоарктической [«южной субарктической»; в понимании В. Д. Александровой (1977) — «кустарниковой», «южной»] тундры характерна лишь для обширного контура выходов более мягких изверженных пород (туфы андезитов, дацитов, липаритов) и для поймы реки. Выше по течению р. Паляваам и в северо-восточной части обследованного участка (на выходах кислых лав с более стойкими к разрушению, крупнощебнистыми элювием и делювием) южные тундры сменяются обычными на западе нагорья средними гипоарктическими (строго ацидофитными) тундрами. Кустарниковая растительность (низкие ивняки из *Salix krylovii* вдоль горных ручьев) здесь имеет весьма ограниченное распространение. Энклав кустарниковой растительности обнаружен Баландиным и Разживиным (личное сообщение) также приблизительно в 30 км выше по течению р. Паляваам, выше устья р. Глубокой, где опять обширны выходы вулканитов среднего состава; далее вплоть до истоков р. Паляваам (Каленмываам) повсеместны средние гипоарктические тундры. Возможно, решающее значение имеют ветровой режим — продуваемость ветрами районов выходов твердых лав, а также более грубый состав делювия, заторфовелость, закочкаренность долин. Пока мы не в состоянии дать твердый ответ на вопрос, является ли массив южных гипоарктических тундр в среднем течении р. Паляваам энклавом (обособленным очагом) или окраиной непрерывного контура

южных тундр, очень узкого на Западной Чукотке (Юрцев, 1973) и расширяющегося в бассейне р. Анадырь — территории с более мягкими многоснежными зимами.

Основной диагностический признак южных гипоарктических тундр в районе исследований — разнообразие и заметная роль в растительном покрове сообществ гипоарктических кустарников. Другой признак — усиление бореального и гипоарктического элементов в географической структуре локальной флоры. Так, род *Betula* представлен в этой тундровой флоре 4 видами и 4 гибридогенными популяциями: *B. cajanderi* (в форме кустарника), *B. middendorffii, B. extremiorientalis, B. exilis, B. middendorffii* × *exilis, B. extemiorientalis* × *exilis, B. extremiorientalis* × *cajanderi, B. cajanderi* × *middendorffii* (из сем. *Betulaceae* присутствует также *Alnus fruticosa*). Однако обогащенность почвообразующих пород кальцием способствует активизации арктоальпийских видов не только на участках с богатым подтоком, но даже в долинных гипоарктических кустарничковых тундрах, в том числе в пойменной растительности (доминирование *Dryas punctata* на песчано-галечниковых повышениях поймы), и лишь в районе выходов кислых лав сообщества долин и межгорных котловин предельно обеднены, в том числе и криофильными видами.

В ландшафте южной тундры арктоальпийцы усиливают свои позиции на малоснежных и бесснежных (зимой) и, наоборот, на избыточно многоснежных местоположениях, как и на участках с ослабленной конкуренцией.

Внутриландшафтное распределение кустарников в арктической Восточной Сибири и в континентальной части Чукотки в подзоне южной гипоарктической тундры лимитировано небольшой глубиной снежного покрова (около 36 см на террасах в районе бывшего пос. Паляваам, по данным ранневесенней снегосъемки; сообщение геологов), а также господством на суглинистых водоразделах, высоких террасах и шлейфотеррасах кочкарников, сформированных *Eriophorum vaginatum* (в горных вариантах — также *Carex lugens*), аккумулирующих в торфянисто-глеевых мерзлотных почвах огромный запас холода. Сообщества кустарников в районе исследований приурочены к неплакорным местоположениям с хорошим зимним снеговым укрытием и с достаточно ранним сходом снега. В гористом амфитеатре правобережья р. Паляваам близ лагеря полустационара кустарники занимают следующие местоположения: склоны теневых экспозиций — *Betula exilis*, реже — *B. middendorffii* и их гибриды + *Salix glauca* (*B. exilis* — также торфянистые гряды заболоченных террас в тыловой их части); депрессии крутых западных склонов — *Alnus fruticosa*; депрессии, ложбины и подножия южных и юго-западных склонов — *Salix glauca*, реже — *Betula extremiorientalis, B. cajanderi*, здесь же — *Rosa acicularis, Pentaphylloides fruticosa* (на выступах тех же склонов — степные участки); приручьевые терраски, подножия северных склонов с висячим снежником (кислый сток) — *Salix krylovii*; евтрофные водотоки, ложбины, шлейфы — *Salix lanata* subsp. *richardsonii*; переувлажненные заболоченные ложбины террас, нередко вдоль водотоков, дренирующих старичные озерки, — *Salix pulchra* (где суше — вместе с *Betula exilis*); поймы — заросли *Salix boganidensis, S. alaxensis, S. lanata* subsp. *richardsonii, S. hastata, S. anadyrensis* (в разных сочетаниях в зависимости от режима затопления и характера аллювия).

При снижении зимней глубины снега до высоты кустарничкового яруса (20—30 см) или, напротив, при увеличении его глубины на теневых экспозициях (что приводит к запоздалому сходу снега) даже в нижнем подпоясе сообщества кустарников уступают место кустарничковым и травяно-кустарничковым (реже — травянистым), часть из которых безраздельно господствует на сходных местоположениях в следующем высотном поясе (средних гипоарктических тундр).

Так, на дренированных северных склонах ерники из березок секции *Nanae* (часто с обильной примесью багульника *Ledum decumbens*) и ивняки из *Salix krylovii* замещаются ерничками из гемипростратного *Betula exilis* с багульником, но чаще — ерничково-багульниковой и ерничково-кассиопейно-багульниковой мо-

ховой тундрой (с широким спектром гипоарктических кустарничков), а в макрохионных ситуациях — гемихионофитными багульниково-диапензиево-кассиопейными моховыми тундрами с *Salix tschuktschorum* или даже сообществами рыхло-подушковидной *S. tschuktschorum* с примесью арктоальпийских хионофитов (в том числе *Salix polaris*). Сообщества гемихионофильных видов усиливают свои позиции в подпоясе средних гипоарктических горных тундр. Ерники и низкорослые ерничково-багульниковые тундры особенно широко распространены на выходах липарита, причем не только на северных склонах, но и на западных, восточных, а на южных — при их подножиях и в западинах.

На склонах южных румбов (реже — на северных, на сухих малоснежных участках) и плоских щебнистых вершинах и террасах высотой до 400 м над ур. м. и более (там, где обнажаются горные породы среднего состава) господство переходит к дриадовым тундрам (*Dryas punctata*): куртинным и щебневато-пятнистым — на вершинах и в верхних частях склонов, цельнопокровным (иногда сетчато-трещиноватым) — в средних и нижних частях склонов и на неширокиx уступах горных террас. В неглубоких замкнутых депрессиях склона дриадовые тундры сменяются сообществами простратного летнезеленого кустарничка *Arctous alpina*, в более глубоких — арктоусово-голубично-вороничными (иногда с ерничком *Betula exilis*, багульником и брусникой) сухими горными тундрами, а в неглубоких ложбинах стока — евтрофными разнотравно-моховыми красноарктоусовыми тундрами (*Arctous erythrocarpa*). Широко распространены щебнистые и суглинисто-щебнистые (туфы андезита) осыпи, в зарастании которых большая роль принадлежит степным и петрофитностепным травам и полукустарничкам, а также *Dryas punctata* (в несколько иных микроусловиях либо, возможно, на более поздних этапах сукцессии).

На липаритовых южных склонах и горных террасах дриаду в значительной степени замещает *Arctous alpina*, а на закрепленных склонах с лучшими снеговым укрытием и увлажнением — бруснично-воронично-багульниковые тундры, иногда с простратным ерником *Betula exilis*. В зарастании «кислых» осыпей роль степных видов ничтожна, из трав здесь обычны *Hierochloë alpina, Calamagrostis lapponica, Poa malacantha, Luzula confusa, Poa glauca, Saxifraga firma*, из кустарничков на малоснежных зимой участках — *Dryas punctata* (реже — *Salix phlebophylla*), на более снежных — *Ledum decumbens, Empetrum subholarcticum, Vaccinium vitis-idaea* subsp. *minus, Spiraea beauverdiana* и даже *Betula exilis*.

На щебнистом элювии и элюводелювии более устойчивых к выветриванию кислых горных пород на плоских вершинах сопок при лучшем снеговом укрытии формируются сплошные или прерывистые покровы листоватых и кустистых темноцветных эпилитных лишайников обычно с куртинами трав и(или) простратных кустарничков (стланичков), на оголяемых от снега или слабо закрепленных участках — редкотравные группировки криоксерофитов.

Наконец, на выравненных террасовых поверхностях долин и межгорных котловин [высокая пойменная и низкая надпойменная аккумулятивные террасы; фрагментарно сохранившаяся высокая, 2—3 м, надпойменная аккумулятивная терраса; цокольная, 20—30 м, (шлейфо)терраса с поверхностными накоплениями рыхлого пролювия] наблюдаются достаточно контрастные сочетания сообществ, различия которых отражают прежде всего характер современного или древнего аллювия (или пролювия), отчасти же — незначительные различия их положения в микрорельефе, определяющие также разницу в условиях дренажа и глубине снега. Большинство основных элементов мозаики сообществ какого-либо террасового уровня имеет свои более или менее близкие аналоги на террасах иного уровня, но на однотипных местоположениях, поэтому есть основания предполагать преемственность между соответствующими сукцессионными рядами (или эпиассоциациями, в понимании В. Б. Сочавы) на фоне закономерного изменения условий (в геологическом масштабе времени) по мере вреза реки (от интразональных в пойме до приближающихся к зональным на высоких террасах). По

оценке геоморфолога Чаунской геолого-разведочной экспедиции В. В. Краскова, возраст низкой надпоймы — около 25 тыс. лет, высокой поймы — около 10 тыс. лет; цокольная терраса значительно старше. Тем не менее контраст растительности соседних микроучастков террас за истекшие интервалы геологического времени не сгладился, нет и явной тенденции к эквифинальности сукцессий.

Наиболее дренированные участки — песчано-галечниковые гривы — заняты разнотравно-лишайниково-дриадовой (*Dryas punctata*) тундрой, формирующейся уже на высокой пойме (но там куртины дриады нередко отмирают крупными фрагментами, видовой состав обогащен пойменными и степными видами, сами Dryadeta чередуются с группировками — клонами *Carex supina* subsp. *spaniocarpa* — и полукустарничковыми группировками *Artemisia kruhsiana, A. glomerata, Arenaria tschuktschorum, Dracocephalum palmatum*). На аккумулятивных надпойменных террасах повышается жизненность дриады, увеличивается разнообразие лишайников и трав за счет горно-тундровых криоксерофитов (набор степных и пойменных видов сокращается). На цокольной террасе обедненные фрагменты дриадовой тундры без пойменных и степных видов отмечаются на сухих выступах твердого цоколя, сложенных вулканитами среднего состава.

Смешанные гипоарктокустарничковые лишайниковые и мохово-лишайниковые сухие тундры (часто с примесью *Dryas punctata* и *Betula exilis*, господствуют *Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum, Empetrum subholarcticum, Rhododendron parvifolium, Arctous alpina, Salix saxatilis*, на цокольной террасе — нередко *Ledum decumbens, Arctous alpina* и брусника) приурочены к выпуклым участкам, где песчано-галечниковый аллювий перекрыт песчаными или супесчаными наносами, и более мезоморфны по составу. На высокой пойме в разреженном ярусе ив господствует *Salix hastata.* На песчано-галечниковых выступах цокольной террасы, несмотря на обилие пятен голого грунта, состав сообществ резко обеднен даже горно-тундровыми травами (*Hierochloë alpina, Calamagrostis lapponica, Luzula confusa, Oxytropis czukotica, Anemone sibirica*).

Более мезоморфные мохово-кустарничково-ерниковые или ерничковые тундры (на низкой надпойме содоминируют голубика и мелколистный рододендрон, на цокольной террасе — *Arctous alpina* и голубика) приурочены к хорошо дренированным понижениям микрорельефа; дренаж обеспечивается более легким механическим составом почвы (супесь, легкий суглинок) либо присклоновым положением; хорошо развит торфянистый горизонт. На цокольной террасе в ерничках встречается ряд горно-тундровых видов (на выпуклых голых пятнах-грядах). Местоположения ерников на высокой пойме занимают низкие ивняки (*Salix hastata, S. pulchra, S. anadyrensis*) с ярусом ерника, голубики, багульника, иногда с *Arctous erythrocarpa* и *Salix saxatilis*, поселением тундровых мхов (*Hylocomium alascanum, Aulacomnium turgidum* вместе с *Rhytidium rugosum*) на супесчаном (или легко суглинистом) аллювии.

Наконец, лишь на позиции низкой надпоймы появляются бугорковато-кустарничково-кочкарные тундры с *Eriophorum vaginatum* и *Carex lugens* (понижения с накоплением суглинка, наиболее толстыми органогенными подушками, мерзлотой на глубине около 40 см), господствующие на суглинках, перекрывающих цокольную террасу, а также настоящие осоково-пушицевые моховые тундровые болота с *Salix pulchra* на торфянисто-глеевых почвах.

Итак, на террасовых местоположениях в нижнем подпоясе (начиная с низкой надпойменной террасы) растительность характеризуется господством олиготрофного гипоарктического комплекса низких кустарников, кустарничков, мхов и лишайников (при подчиненном положении горно-тундровых — арктоальпийских — трав и кустарничков) и в целом более сходна с растительностью теневых склонов, хотя в ней отсутствуют нивальные (хионофитные и гемихионофитные) сообщества. Наибольшее число горно-тундровых видов, в особенности криоксерофитов, сконцентрировано в дриадовых тундрах галечниковых грив: растительность пос-

леднях, по-видимому, претерпевает наименьшие изменения в ходе развития рельефа долины.

Характеристика сообществ микропоясного ряда северного горного склона

Хионо-геоботанический профиль для анализа закономерностей пространственной смены сообществ (от малоснежных участков до избыточно многоснежных) был заложен на гористом правобережье р. Паляваам в 3.5 км выше базового лагеря, приблизительно в 10 км выше устья крупного левого притока р. Паляваам — р. Левтутвеем, в подпоясе средней гипоарктической («типичной») тундры, в интервале высот между 300 и 400 м над ур. м. Профиль заложен в водосборной части ручья — водотока I порядка (водоток III порядка — р. Паляваам), берущего начало от крупного снежника в основании северо-северо-западного склона сопки с покатой вершиной, «запирающей» вход в долину ручья (к юго-юго-западу от массива горы 697 м). Основной профиль из 5 вариантов растительности с более или менее резкими переходами (описания 34Ю—38Ю) [3] начинается на обдуваемой слабовыпуклой вершине сопки (около 400 м над ур. м.), проходит по ее северо-северо-западному крутому склону и заканчивается у снежника у подножия склона. К сожалению, нам не удалось провести непосредственные измерения глубины снега на профиле в зимнее и весеннее время, но само наличие крупного массива нестаявшего снега в начале августа у подножия склона и универсальность зависимости характера конкретных сообществ от свойственной данному местоположению глубины снега зимой (что подтверждено наблюдениями в разных районах Арктики, в том числе и Чукотской тундры) не оставляют места для сомнений в однонаправленном увеличении глубины снега по ходу заложенной трансекты — от зоны сдувания снега (покатой вершины) к подножию склона. Это соответствует сообщениям геологов о господстве юго-восточных ветров в зимнее время.

Комбинация сообществ на данном склоне соответствует представлению об элементарном микропоясном экологическом ряде (Гуричева, 1965, 1972; Грибова, Исаченко, 1972) и о фитокатене I порядка, в понимании Катенина (1988), согласно которому в пределах фитокатены градиент экологических факторов однонаправленный. Описанный нами микропоясный ряд упирается в снежник (по-видимому, перелетовывающий), который и составляет основание ряда — пояс I; ниже его начинается длинный шлейф северного склона, являющийся в то же время днищем долины ручья и характеризующийся обратной последовательностью поясов по снежности (мегахионный → макрохионный → мезохионный; последний — на большем протяжении днища долины ручья). Растительность окружения нашей основной трансекты будет кратко охарактеризована позднее, после конспективной характеристики описаний 34Ю—38Ю. Сама водораздельная сопка сложена вулканитом среднего состава (предположительно дацитом), что подтверждается и сравнительно высокими значениями pH по всему профилю — от ~6.0 на вершине до ~7.0 над снежником и свыше 7.0 под снежником (с понижением до ~5.0 в крутой транзитной части профиля — в торфянистом горизонте).

Описание 34Ю (26 VII 1989). Редкотравная [разнотравно(*Oxytropis czukotica, Artemisia glomerata, Arenaria capillaris*)-злаково(*Festuca auriculata*)-осочково(*Carex rupestris*)-плаунковая (*Selaginella sibirica*)] эпилитнолишайниковая (*Parmelia stygia, Bryoria nitidula, Pseudephebe pubescens*) криоксеропетрофитная хионофобная группировка (микропояс VI — ахионный). Покатая обдуваемая вершина (более 10 м с юга на север; площадка включает в себя и само начало незначительного уклона к югу), мелко- и среднещебнистый элювий дацита. Почвы примитивно-дерновые скелетные. В верхнем 3-сантиметровом слое (про-

---

[3] Описания с индексом «Ю» сделаны Б. А. Юрцевым, с индексом «К» — И. Б. Кучеровым.

Сводный список описаний сообществ микропоясного ряда северного горного склона в среднем течении р. Паляваам

Виды	Номера описаний				
	34Ю	35Ю	36Ю	37Ю	38Ю
I. Сосудистые растения					
А. Интегрирующие виды					
Oxytropis czukotica	2; cop_1-sp gr	2; sp gr	1; sp gr		
Selaginella sibirica	5; cop_3	5; cop_1 gr	rar		
Saxifraga firma	sp-sol	2; sp gr	1; sp gr		sol-rar
Hierochloë alpina		2; cop_1	sp	2; sp-sol gr	
Dryas punctata		29; cop_3 gr	4; sp gr	2; sp gr	
Vaccinium vitis-idaea subsp. *minus*		rar gr	5; cop_1 gr	3; cop_1	
Luzula confusa		2; sp gr	sol	sol	2; cop_1
Anemone sibirica		sp-sol	rar	sol	1; sp-sol
Pedicularis lanata		rar			rar
Saussuraea tilesii			sol	sol	sol-rar
Poa malacantha			sol		sol
Cassiope tetragona			15; cop_3	35; cop_3	sol-rar gr
Diapensia obovata			5; cop_1 gr	8; cop_1 gr	rar gr
Pedicularis capitata			1; sp	2; sp	sp-sol
Nardosmia glacialis			2; cop_1-sp	2; cop_1-sp	4; cop_2
Lloydia serotina			rar	sol	3; cop_1
Poa arctica			sol-rar	sol	2; cop_1
В. Дифференцирующие виды					
Silene stenophylla	sp-sol				
Artemisia glomerata	sol gr				
Pulsatilla multifida	rar				
Phlojodicarpus villosus	rar				
Carex rupestris	4; cop_3	4; cop_{2-3}			
Arenaria capillaris	sp gr	1; sp-sol			
Potentilla uniflora	sol	sol			
Androsace ochotensis	sol	sol gr			
Festuca auriculata	3; cop_1 gr	sp gr			
Minuartia obtusiloba	sp-sol	rar			
Astragalus kolymensis	un gr	1; sp-sol			
Poa glauca	rar	sol gr			
Artemisia furcata	rar	sol			
Eritrichium tschuktschorum	rar gr	sol gr		rar?	
Pedicularis amoena		sp-sol			
Dianthus repens		sol			
Saxifraga nivalis		sol			
Novosieversia glacialis		un gr			
Salix phlebophylla		10; cop_1-sp gr	2; sol gr		
Orthilia obtusata			sp		
Pyrola incarnata			sol		
Empetrum subholarcticum			sol gr		
Vaccinium uliginosum subsp. *microphyllum*			sol gr		
Minuartia arctica			rar		
Arctous alpina			rar gr		
Senecio sp.			un		

Продолжение таблицы

Виды	Номера описаний				
	34Ю	35Ю	36Ю	37Ю	38Ю
Claytonia acutifolia			sol	sp-sol	
Ledum decumbens			15; cop_3	sol gr	
Betula exilis			10; cop_1 gr	sol gr	
Pyrola grandiflora			1; sp	sol	
Parrya nudicaulis			rar	sp-sol	
Salix tschuktschorum				20; cop_1 gr	
Polygonum tripterocarpum				sol-rar	
Saxifraga nelsoniana				rar	
Festuca altaica				2; sp gr-sol	1; sol gr
Polygonum ellypticum				sp-sol	sol
Lagotis minor				sol	sol-rar
Pedicularis langsdorffii				sol	rar
Luzula nivalis				rar	sol
Salix polaris				9; cop_2	40; cop_3
Oxyria digyna				sol	4; cop_{2-3}
Saxifraga porsildiana				sol	3; cop_{1-2}
Artemisia arctica subsp. *ehrendorferi*				sol	3; cop_1-sp
Carex podocarpa				rar gr	3; cop_1-sp gr
C. tripartita					9; cop_3 gr
Ranunculus nivalis					2; cop_1
Luzula unalaschkensis					1; cop_1-sp
Draba lactea					1; cop_1-sp
Cardamine bellidifolia					sp
Saxifraga hyperborea					sp-sol
Stellaria dahurica					sol
Taraxacum alaskanum					sol
Poa paucispicula					sol
Saxifraga tenuis					sol
Minuartia biflora					sol
Taraxacum arcticum					sol
Saxifraga hirculus					sol gr
Trisetum spicatum					sol gr
Saxifraga hieraciifolia					rar
Delphinium chamissonis					rar
Luzula tundricola					rar
Draba juvenilis					rar
Taraxacum sibiricum					rar
Carex lugens					rar gr
II. Мохообразные и лишайники					
А. Интегрирующие виды					
Sphaerophorus globosus	1	2	2		
Bryocaulon divergens	+	6	4		
Alectoria ochroleuca	+	2	2		
Pertusaria dactylina	+	3		4	
Peltigera aphthosa		+	+	1	
Cladina arbuscula		+	20	2	
Cladonia macroceras		+	3	3	
Anastrophyllum minutum		+	3	2	
Dicranum spadiceum		1	1	20	
Cetraria islandica		2	5	3	+
Dactylina arctica		+	1	+	+

Виды	Номера описаний				
	34Ю	35Ю	36Ю	37Ю	38Ю
Thamnolia vermicularis s. l.		4			+
Cladonia pyxidata		+		+	+
Rhytidium rugosum		+			+
Encalypta sp.		+			+
Hylocomium splendens var. *alaskanum*			1	5	3
Solorina crocea			+	+	1
Ptilidium ciliare			+	15	5
Stereocaulon alpinum			+	4	4
В. Дифференцирующие виды					
Parmelia stygia	19				
Pseudephebe pubescens	5				
Umbilicaria proboscidea	4				
Rhizocarpon geographicum s. l.	3				
Pogonatum urnigerum	1				
Bryum sp. 1.	+				
Pseudephebe minuscula	+				
Parmelia sp.	+				
Candellariella sp.	+				
Ochrolechia upsaliensis	+				
Rinodina turfacea	+				
Cetraria nigricans	1	2			
Hypogymnia subobscura	1	+			
Cynodontium sp.	+	+			
Bryoria nitidula	15	6			
Parmelia omphalodes	2	+			
Peltigera cf. *polydactyla*	+	3			
Ochrolechia frigida	+	3			
Pertusaria sp.	+	2			
Polytrichum juniperinum		3			
Pertusaria panyrga		2			
Alectoria nigricans		1			
Tortella tortuosa		+			
Tortula ruralis		+			
Eurhynchium pulchellum		+			
Hypnum vaucheri		+			
Cornicularia aculeata		+			
Racomitrium canescens		+			
Lophozia excisa		+			
Stereocaulon paschale		1	+		
Cetraria nivalis		10	15		
C. cucullata		6	10		
Polytrichum piliferum		2	4		
Racomitrium lanuginosum		1	5		
Dicranum elongatum		+	4		
Asahinea chrysantha		+	2		
Cetraria kamczatica			5		
Dicranum congestum			4		
Masonhalea richardsonii			2		
Lophozia longiflora			2		
Tetralophozia setiformis			+		

Виды	Номера описаний				
	34Ю	35Ю	36Ю	37Ю	38Ю
Polytrichum strictum			+		
Lobaria linita			+		
Cladonia uncialis			+		
Aulacomnium turgidum			+	+	
Cladonia amaurocraea			+	+	
Cladina rangiferina			10	1	
Sphagnum girgensohnii			+	12	
Barbilophozia kunzeana				2	
Bryum sp. 2				+	
Conostomum tetragonum				+	
Peltigera scabrosa				+	
Psoroma hypnorum				+	
Lophozia sp.				+	
Oncophorus wahlenbergii				+	
Polytrichastrum alpinum				4	3
Pohlia cruda				+	+
Barbilophozia quadriloba				+	+
Tritomaria quinquedentata				3	1
Blepharostoma trichophyllum var. *brevirete*				2	+
Drepanocladus uncinatus				3	15
Mnium ambiguum					10
Tomenthypnum nitens					4
Bryum sp. 3					3
Cetraria delisei					2
Aulacomnium palustre					2
Dicranum acutifolium					2
Nephroma expallidum					1
Sphagnum aongstroemii					+
Leiocolea heterocolpos var. *arctica*					+
Brachythecium albicans					+
Plagiomnium sp.					+
Barthramia ithyphylla					+
Distichium capillaceum					+
Isopterigium pulchellum					+
Timmia austriaca var. *arctica*					+
Campylium stellatum					+
Cyrtomnium hymenophylloides					+
Peltigera canina s. l.					+
Pannaria pezizoides					+
Biatora sp.					+

Примечание. Характеристика местоположений сообществ, почв, вертикальной и горизонтальной структуры сообществ дана в тексте. Числом перед индексом обилия обозначена величина проективного покрытия, %, если оно > 1%.

дукты разрушения щебня дацита) установлен водный pH 5.8, солевой 4.35; глубже (дно прикопки 7 см) залегает горизонт буроватого хряща со щебнем, прокрашенный гумусом, пронизанный корнями трав (A_1/C).

Состав этого и других сообществ приведен в таблице. Общее проективное покрытие (ПП) 60%. На сосудистые растения из них приходится 15—20% (6—8% — примитивные полукустарнички: *Selaginella sibirica* — 5—7, cop_3,

Artemisia glomerata — 1%, sol gr; 8% — граминоиды: *Festuca auriculata* — 3—4, cop_1 gr, *Carex rupestris* — 4%, cop_3; 4—5% — травянистые многолетники, в основном стержнекорневые розеткообразующие или подушковидные, в том числе *Oxytropis czukotica* — 2%, cop-sp gr, *Arenaria capillaris* — sp gr; большинство остальных — sol gr; 4 вида с обилием rar gr встречены на перегибе к южному склону: *Eritrichium tschuktschorum, Phlojodicarpus villosus, Pulsatilla multifida, Artemisia furcata*). ПП лишайников 45—50% (доминируют темноокрашенные листоватые: *Parmelia stygia* — 19, *Umbilicaria proboscidea* — 4%; кустистые из сем. *Usneaceae*: *Bryoria nitidula* — 15, *Pseudephebe pubescens* — 5%). ПП мхов 2% (преобладает *Pogonatum urnigerum* — 1%). Видовое разнообразие: 40 видов, в том числе сосудистых — 17 (42.5%), мхов — 3 (7.5%), лишайников — 20 (50% — пик относительного разнообразия!). Кустарнички, как и фоновые тундровые мхи и лишайники, отсутствуют. Подобная растительность характерна для ветроударных местоположений со сдуванием снега, иссушением, вымыванием мелкозема. В то же время здесь удлиняется период вегетации, глубже прогревается почва.

Описание 35Ю (25 VII 1989). Куртинно-пятнистая дриадовая (*Dryas punctata*) с *Salix phlebophylla* и *Selaginella sibirica* лишайниковая сухая щебнистая горная тундра (микропояс V — олигохионный). Ширина микропояса 25—30 м, наклон в нижней половине до 30°, экспозиция северо-западная. Данный вариант занимает значительную часть протяженности трансекты; пробная площадь 10 × 10 $м^2$, расположена в нижней половине микропояса, где существенно снижено обилие *Dianthus repens*. Коренная порода (дацит) перекрыта с поверхности слоем хрящевато-супесчаного делювия с обильным щебнем (дно прикопок на глубинах 12 и 14 см). Общее ПП 100%. Дриадовая дернина (с примесью *Salix phlebophylla* — 10%) неплотная, лишь половина ее поверхности приходится на живые побеги (в целом имеет ПП 45%), остальные 55% — на тонкий (0.4—1 см) слой лишайников с разреженным покровом корневищно-кустовой осочки *Carex rupestris*. Распределение дернины кустарничков (с отмирающими осенью, но не опадающими листьями) не вполне согласуется с нанорельефом в виде плавных повышений и понижений. Под дриадой A_0 дифференцирован на слой отмерших листьев (0—1 см) и рыхлый перегнойный горизонт, пронизанный корневищами (1—3 см), ниже до дна прикопки A_1 — щебневатая супесь, обильно прокрашенная коричневатым гумусом, pH 5.85 (солевой 4.35). В контуре осочково-лишайниковой микрогруппировки под поверхностным щебнем с эпилитными лишайниками — сильно гумусированная хрящеватая супесь с обильным щебнем, пронизанная корнями, pH 6.35 (солевой 4.8). Почва горно-тундровая перегнойно-скелетно-дерновая. ПП простратных кустарничков 35—40% (*Dryas punctata* — 25—30, *Salix phlebophylla* — 10%);[4] плаунка (примитивного полукустарничка) — 5—7%; злаков — 3% (*Hierochloë alpina* — 2%, cop_1); осоковидных — 6% (*Carex rupestris* — 4, *Luzula confusa* — 2%); разнотравья — 6—7% (*Oxytropis czukotica* — 2, sp gr, *Saxifraga firma* — 2, sp gr, *Arenaria capillaris* и *Astragalus kolymensis* — по 1%, sol-sp). ПП лишайников 50% (*Cetraria nivalis* — 10, *Cetraria cucullata* и *Bryoria nitidula* — по 6%); мхов — 78% (*Polytrichum juniperinum* — 3—4, *P. piliferum* — 1—2, *Racomitrium lanuginosum* и *Dicranum spadiceum* — по 1%). Доля кустарничков от видового разнообразия сосудистых составляет 3 вида: 24 вида = 12.5%.

Небольшое, но, по-видимому, устойчивое снеговое укрытие обеспечивает формирование маломощной прерывистой тундровой дернины гемипростратными гемихионофобными факультативно-петрофильными криомезоксерофильными летнезелеными видами кустарничков с хорошо развитыми корневыми системами и

---

[4] Брусничка (*Vaccinium vitis-idaea* subsp. *minus*) — гемипростратный длиннокорневищный гипоарктический кустарничек — эпизодически проникает в нижнюю часть контура.

долго не опадающими после отмирания листьями. Дернина их проницаема для поселения различных горно-тундровых видов, плаунка, лишайников и, кроме того, перфорирована пятнами щебня со своей микрогруппировкой и особыми микросукцессиями. Можно предположить, что обе микрогруппировки в ходе сукцессионных циклов меняются местами; альтернативная гипотеза — смыкание со временем дриадовой дернины. [5]

Отмечаются над- и подповерхностное накопление гумуса (в A_0 и A_1) и неполное вымывание (возможно, накопление) мелкозема, повышение pH (неполный вынос оснований).

К дриадовой микрогруппировке всецело приурочены все 3 вида кустарничков, *Pedicularis amoena* (полупаразит на дриаде), *Artemisia furcata, Pedicularis lanata*; к осочково-лишайниковой — *Carex rupestris* (в основном), *Saxifraga nivalis, Arenaria capillaris, Eritrichium tschuktschorum, Potentilla uniflora, Minuartia obtusiloba*; остальные виды встречены в обеих микрогруппировках.

Видовое разнообразие: 64 вида, в том числе сосудистых — 24 (37.5%; в их числе 3 вида кустарничков, или 4.7%), мхов — 15 (23.4%), лишайников — 25 видов (39.1% — пик абсолютного разнообразия на данном профиле!).

Описание 36Ю (27 VII 1989). Ерничково-кассиопейно-багульниковая (с *Diapensia obovata, Vaccinium vitis-idaea* subsp. *minus, Dryas punctata*) зеленомошно-ягельная горная тундра (микропояс IV — мезохионный). Ширина микропояса всего 8—10 м, крутизна склона сверху вниз увеличивается от 35 до 40—45° (пробная площадь захватывает весь высотный диапазон). Как и в предыдущем микропоясе, коренная порода перекрыта плащом рыхлого делювия, в данном случае — бурого хрящеватого легкого суглинка с обильным (до 85% объема) щебнем (дно прикопки на глубине 15 см). Общее ПП около 100%. Нанорельеф волнистый, местами террасовидный (на склонах террасок, и особенно у их подножий, ярус кустарничков гуще). Высота кустов *Betula exilis* достигает 50 см, обычно же — 5—25(30) («ерничек»), багульника — 10—15, кассиопеи — 4—7, диапенсии и брусники — 2—3 см. Кустарнички растут смешанными или (реже) чистыми (клоны) куртинами (например, багульник + кассиопея, ерничек + багульник + кассиопея), ягельные прогалины занимают до 30% ПП, чаще они приурочены к поверхности более широких террасок. При почвенной прикопке под ерничково-багульниково-кассиопейной куртиной вскрыты следующие горизонты: A_0 0—4 см — рыхлый перегной с ветошью, A_1 4—9 см — плотный, средне разложившийся торф, пронизанный корневищами и корнями, pH 4.95 (солевой 3.9); B_1 9—15 см (см. выше), корней немного, pH 5.35 (солевой 4.2).

ПП кустарничков и низких кустарников 55—60% (*Betula exilis* — 10, *Ledum decumbens* и *Cassiope tetragona* — по 15—20, cop_3, *Diapensia obovata* и *Vaccinium vitis-idaea* subsp. *minus* — по 5%, cop_1, *Dryas punctata* — 3—4, sp gr, *Salix phlebophylla* — 1—2%, sol gr); плаунка — + (просветы щебня), злаков — + (*Hierochloë alpina* — sp.); осоковидных — + (*Luzula confusa*); разнотравья — 5—6% (*Oxytropis czukotica* и *Saxifraga firma* — по 1—2, *Nardosmia glacialis* — 2, *Pedicularis capitata* — 1%). Доля мелкодревесных (включая грушанковые) от видового разнообразия сосудистых растений 13 : 29 = 46.8%.

ПП лишайников 65—70% (*Cladina arbuscula* — 20, *Cetraria nivalis* — 15, *C. cucullata* и *Cladina rangiferina* — по 10, *Cetraria kamczatica* — 5, *Bryocaulon divergens, Alectoria ochroleuca* и *Asahinea chrysantha* — по 2%); мхов — 15—20%

---

[5] Однако очень широкое распространение в данном районе на плоских вершинах (на щебневато-мелкоземистом элювии вулканитов среднего состава) пятнистых дриадовых тундр (без цельнопокровных участков!) свидетельствует в пользу достаточно длительного существования (устойчивости) данной структуры (гипотеза 1-я). Для более определенного ответа на вопрос о возможности смыкания дриадовой дернины после длительной стадии циклического поддержания ее пятнистой структуры необходимы специальные исследования, в том числе подземной структуры пятнистых дриадовых тундр и динамики химизма их почв.

(*Racomitrium lanuginosum* — 5, *Polytrichum piliferum, Dicranum elongatum* и *D. congestum* — по 4%).

Судя по высоте кустов березки, глубина снегового покрова зимой не менее 25—30 см. Господство переходит к гемипростратным кустарничкам с участием низкого кустарника, усложняется ярусная структура сообщества, формируется типичная тундровая дернина (Юрцев, 1991) с характерной для нее мозаичностью; в органогенных «подушках» pH достигает своего минимума на профиле (водный 4.95). Утоньшение текстуры делювия (переход от супеси к легкому суглинку) свидетельствует о вымывании тонких частиц из почвы микропояса, расположенного выше. По составу и структуре сообщество значительно более мезоморфно, чем соседнее сверху (35Ю), несмотря на возросшую крутизну склона. Однако господство лишайников (ягелей!) в наземном покрове и минимальный pH свидетельствуют об ограниченном влиянии стока сверху и о хорошем внутреннем дренаже почвы.

Видовое разнообразие стабилизируется: 62 вида, в том числе сосудистых — 29 (46.8%, включая 13 видов мелкодревесных, или 21.0%), мхов — 13 (21.0%), лишайников — 20 видов (32.2%).

Описание 37Ю (27 VII 1989). Чукчеивково-кассиопейная моховая бугорковатая горная тундра (микропояс III — макрохионный). Ширина микропояса 10 м, крутизна склона 40—45°, экспозиция северо-северо-западная—северная. Торфянистые подушки (под 3-сантиметровым слоем живого мха и рыхлым перегнойным A_0 0—3 см), разложившиеся до стадии грубого гумуса, темно-коричневые, пронизанные корневищами и корнями, $A_т$ 3—10 см, имеют pH 5.45 (солевой 4.4); глубже (до дна прикопки 14 см) органогенный субстрат заполняет промежутки между отдельностями щебня, т. е. общая мощность органогенного горизонта выше, чем в описании 36Ю. Общее ПП 100%. Бугорчатый нанорельеф деформирован в террасовидный с перепадом уровней в 35 см; на склонах террасок нередки висячие подушки *Sphagnum girgensohnii.* Высота кассиопеи 6—12 см, ивы чукчей — до 30 см (рыхлоподушковидный кустарничек, иногда низкий кустарник).

ПП кустарничков 75—80% (*Cassiope tetragona* — 35—40, *Salix tschuktschorum* — 20, *S. polaris* — 8—10, *Diapensia obovata* — 8, *Vaccinium vitis-idaea* subsp. *minus* — 2—3%); злаков — 2—3% (*Festuca altaica, Hierochloë alpina*); осоковидных — +; разнотравья — 8% (*Nardosmia glacialis* и *Pedicularis capitata* — по 2%). Доля кустарничков в видовом разнообразии сосудистых растений 9 : 31 = = 29.0%.

ПП лишайников 10—12% (*Pertusaria dactylina* и *Stereocaulon alpinum* — по 4%), мохообразных — 70% (*Dicranum spadiceum* — 20, *Ptilidium ciliare* — 15, *Sphagnum girgensohnii* — 12, *Polytrichastrum alpinum* — 4%).

При общем структурном и флористическом сходстве с предыдущим членом микропоясного ряда (описание 36Ю) данный вариант отличается от него меньшей высотой кустарничкового яруса, большей мощностью тундровой дернины, переходом господства в наземном покрове от ягелей к мохообразным, заметной ролью сфагна (несмотря на возросшую крутизну склона), появлением в ощутимом количестве нивальных кустарничков и трав. Все это свидетельствует о переломе в экологической обстановке и мезоморфно-тундровом характере сообщества с чертами гидроморфизма. При этом основной источник смещения гидротермического соотношения на данной (макрохионной) ступени — по-видимому, не подток почвенных вод по склону, а накопление больших запасов воды в твердой фазе вследствие зимнего перемещения снега ветрами (в том же направлении!) и охлаждающий эффект его позднего таяния (с учетом соседства с ядром снежника, вероятно, перелетовывающим).

При «валовом» видовом разнообразии, сходном с таковым двух предыдущих сообществ, — 61 вид — соотношение основных составляющих несколько иное: со-

сосудистых — 31 вид (49.2%, в том числе кустарничков — 9 видов, или 14.3%), мхов — 17 (27.0%), лишайников — 13 (20.6%).

«Описание» 38Ю (27 VII 1989). Осочково(*Carex tripartita, C. podocarpa*)-полярноивковая мелкомоховая (*Drepanocladus uncinatus, Mnium ambiguum, Ptilidium ciliare, Tomenthypnum nitens*) нивально-луговинная тундра (микропояс II — мегахионный, его внешний верхний вариант — переходный к макрохионному; в контур описания включена и 1.5-метровая полоса экотона, где отдельные редкие куртинки *Cassiope tetragona* и *Diapensia obovata* разбросаны на фоне полярной ивки). Ширина верхнего варианта микропояса 8—10 м при крутизне склона 20—25° и северной (до северо-северо-восточной) экспозиции, т. е. имеется перегиб склона типа юмма (Холод, 1991); ниже — 8-метровая полоса, уходящая под сохранившийся контур снежника (условно принятый за микропояс I), крутизной 30°; здесь растительность еще в самом начале пробуждения. Нанорельеф сглаженно-бугорчатый, почти на всем протяжении развита травяно-ивково-моховая тундровая дернина: под живым слоем мха 0.5—1.5 см хорошо выражен коричневый слой плотной органики ($A_т$ 0—2—3 см: верхние $^2/_3$ слоя состоят из слабо разложившихся, а нижняя $^1/_3$ — из сильно разложившихся остатков мхов); под ним — хорошо прокрашенный гумусом, неплотный структурированный дерновый горизонт A_1 2 (3)—15 см (дно прикопки), серо-бурый хрящеватый средний суглинок с редким неокатанным щебнем, густо пронизанный тонкими корнями, до глубины 5—7 см — с корневищами *Salix polaris*; pH 6.85 (солевой 6.0), pH A_1 6.95 (солевой 5.9). В западной части контура (напротив неглубокой ложбины стока) имеются размывы дернины с хрящеватым мелкоземом; здесь отмечены *Saxifraga tenuis, Minuartia biflora*, повышается ПП *Saxifraga hyperborea.*

Общее ПП 100%; сосудистых растений — 65—70%,[6] в том числе кустарничков — 35—40% (*Salix polaris*); злаков — 4—5% (*Festuca altaica* — 1, *Poa arctica* — 2%); осоковидных — 10—14% (*Carex tripartita* — 6—9, *C. podocarpa* — 2—3, *Luzula confusa* — 2, *L. unalaschkensis* — 1%); разнотравья — 8—10% (*Nardosmia glacialis, Oxyria digyna* и *Saxifraga porsildiana* — по 4, *Lloydia serotina* и *Artemisia arctica* subsp. *ehrendorferi* — по 3%). Если исключить *Cassiope* и *Diapensia*, найденные лишь в узкой полосе экотона, доля кустарничков в видовом разнообразии сосудистых снизится до 1 : 40 = 2.5%.

ПП споровых 60%, в том числе мохообразных — 50% (*Drepanocladus uncinatus* — 15, *Mnium ambiguum* — 10, *Ptilidium ciliare* — 5, *Tomenthypnum nitens* — 4%), лишайников — 8—10% (*Stereocaulon alpinum* — 4%).

Видовое разнообразие возрастает до 78 видов, в том числе сосудистых — 42 (53.8%, в том числе кустарничков — 3, или 3.8%), мхов — 25 (32.0%), лишайников — 11 (14.1%).

В данном микропоясе отмечается едва ли не самый крупный перелом на профиле по многим компонентам среды и биоты: переход от транзитной геохимической позиции к транзитно-аккумулятивной; при мезоморфном характере растительности — гидроморфизм и аллономность почвы, т. е. ее формирование в условиях и за счет более или менее регулярного подтока (о чем свидетельствуют скачкообразное повышение pH, средне-суглинистый характер вскрытой прикопкой части профиля) при решающем значении мощных зимних накоплений снега, существенно сокращающих период вегетации, понижающих температуры воздуха и почвы в этот период. Резко меняется тип почвы (дерновый горизонт под маломощным торфянисто-перегнойным). Не менее значительны перемены в составе и строении растительности: резкое снижение видового разнообразия кустарничков (до 1 вида); переход ценотического согосподства к корневищному

---

[6] Показатели проективного покрытия для сосудистых растений, как правило, занижены из-за ранней фенофазы.

кустарничку с существенно редуцированной надземной сферой; повышение видового разнообразия и суммарной ценотической роли трав, а также мелких «нетундровых» мхов при сокращении разнообразия и снижении значимости лишайников. Любопытно, что, несмотря на околонейтральные значения pH, кальцефиты здесь (и ниже на шлейфе; описание 18К) не встречены, хотя они обычны в этом районе, особенно на шлейфах склонов, сложенных легко выветривающимися андезитовыми туфами.

Кратко охарактеризуем (по списку 5 Юрцева парциальной флоры данного нивального урочища) состав растительности основания (нижней части) микропояса II (ширина 8 м, крутизна около 30°) — между контуром описания 38Ю и непротаявшим снежником (ширина 6—7 м, наклон поверхности 25—30°; очевидно, в пределах ядра снежника также имеется перелом крутизны до 25° на нижней границе). Видовое разнообразие сосудистых сокращается более чем вдвое, ярус *Salix polaris* сохраняется и лишь изредка прерывается в местах размыва поверхности склона. Несмотря на очень раннюю фенофазу (начало пробуждения почек), удалось определить следующие виды: злаки — *Festuca altaica*; осоковые — *Carex tripartita, C. lugens, C. podocarpa*; прочие однодольные — *Luzula confusa, Juncus castaneus* (?), *Lloydia serotina*; мелкодревесные — *Salix polaris*; раздельнолепестные двудольные травы — *Oxyria digyna, Stellaria* cf. *edwardsii, Ranunculus nivalis, Cardamine bellidifolia, Saxifraga porsildiana, S. hyperborea, S. tenuis*; спайнолепестные травы — *Artemisia arctica* subsp. *ehrendorferi, Taraxacum alaskanum*.

Ниже ядра снежника начинается другой элементарный микропоясный ряд (фитокатена I порядка, в понимании А. Е. Катенина), где величина снегонакопления уменьшается, а длительность периода вегетации возрастает вниз по склону, т. е. вектор нивальности оказывается инверсионным наблюдаемому в верхней части профиля, при нормальном векторе стока геохимической катены.

Микропояс $II_н$ (ниже ядра снежника, мегахионный, с фоном *Salix polaris*) здесь вдвое ýже, чем его аналог $II_в$ (выше ядра снежника): 8—10 м по сравнению с 16—18 м; крутизна понижается от 20—25° в узкой 3—5-метровой полосе, едва вышедшей из-под снега, до 15° в наружной 5-метровой полосе (для последней см. описание 18К). Между верхним и нижним вариантами в микропоясе $II_н$ проходит геоморфологическая граница подножия северного склона и его шлейфа.

В узкой верхней полосе микропояса $II_н$, только что вышедшей из-под снега, отмечено 18 видов сосудистых растений: злаки — *Poa arctica, P. malacantha, Arctagrostis latifolia, Trisetum spicatum*; осоковые — *Carex tripartita, C. lugens*; прочие однодольные — *Luzula confusa, Lloydia serotina*; деревянистые двудольные — *Salix polaris* (фоновый вид!); раздельнолепестные двудольные травы — *Oxyria digyna, Ranunculus nivalis, Delphinium chamissonis* (стерильные образцы), *Cardamine bellidifolia, Saxifraga hirculus, S. firma, S. porsildiana*; спайнолепестные двудольные травы — *Artemisia arctica* subsp. *ehrendorferi, Taraxacum alaskanum*. Общность данного списка и приведенного выше высокая: мера сходства Жаккара 71%.

Перечислим виды, отмеченные в микропоясах $II_в$ и $II_н$ исключительно в удаленной от ядра снежника полосе с менее поздним сходом снега: однодольные — *Luzula tundricola, L. nivalis*; деревянистые двудольные — *Salix reticulata, Dryas punctata, Cassiope tetragona*; раздельнолепестные травы — *Polygonum ellipticum, Anemone sibirica, Parrya nudicaulis*; спайнолепестные травы — *Lagotis minor, Pedicularis capitata, P. langsdorffii, Valeriana capitata, Saussurea tilesii, Nardosmia glacialis*. Кроме того, 14 видов отмечено в удаленной от снежника полосе микропояса II только ниже ядра снежника и 9 — только выше.

Растительность внешней части микропояса $II_н$ охарактеризована в **описании** 18К (27 VII 1989): разнотравно(*Ranunculus nivalis, Saxifraga*

porsildiana, Valeriana capitata)-полярноивковая (*Salix polaris*) моховая (*Hylocomium alaskanum, Ptilidium ciliare, Aulacomnium turgidum, Brachythecium salebrosum, Drepanocladus uncinatus*) нивальная луговинная тундра. Ширина полосы 5 м, крутизна склона 15°. Поверхность неровная из-за рассеянных кочек *Carex lugens* 10—20 (30) см выс. и подушечек мхов; выделяется 2 варианта наземного покрова — мезотрофный (повышения; 35% площади) с господством *Hylocomium alaskanum* и *Ptilidium ciliare*, pH_{A_1} 5.95 (солевой 5.0), pH_{BC} 6.10 (солевой 5.1); евтрофный (обильно увлажненные депрессии; 65%) с господством *Drepanocladus uncinatus* и *Brachythecium salebrosum*, pH_{A_1} 7.15 (солевой 6.4), pH_{BC} 7.05 (солевой 6.05).

Общее ПП 100%, в том числе кустарничков (включая гемипростратные кустарники) — 36 в мезотрофном (м) и 20% в евтрофном (е) вариантах (*Salix polaris* м — 35, е — 15—20%; остальные виды — *S. tschuktschorum, S. saxatilis, S. reticulata, S. glauca* м, *Dryas punctata* м); злаков м — +, е — 3—4% (*Arctagrostis latifolia* е — 3%, *Poa arctica* м, е); осоковидных м — 3%, е — + (*Carex lugens* м — 3%, остальные — *C. tripartita, C. podocarpa, Luzula confusa, L. nivalis, L. tundricola*); разнотравья м — 7, е — 10—11% (*Ranunculus nivalis*, е — 3%, м — +; *Equisetum arvense* subsp. *boreale* м — 2%; с ПП 1% — *Parrya nudicaulis, Anemone sibirica, Pedicularis capitata, Artemisia arctica* subsp. *ehrendorferi, Valeriana capitata*); остальные — + (*Lloydia serotina, Veratrum oxysepalum, Pedicularis lapponica, P. langsdorffii, Polygonum ellipticum, P. viviparum, Polemonium acutiflorum, Lagotis minor, Saxifraga porsildiana, S. nelsoniana, S. hirculus, Stellaria edwardsii, Nardosmia glacialis, Delphinium chamissonis, Senecio tundricola, Cardamine bellidifolia, Oxyria digyna, Saussurea tilesii*).

ПП споровых 100%, в том числе мохообразных — 98% (*Brachythecium salebrosum* — 26, *Hylocomium alaskanum* — 17, *Drepanocladus uncinatus* — 15, *Bryum* sp. — 13, *Ptilidium ciliare* и *Aulacomnium turgidum* — по 5, *A. palustre* — 4%, кроме того, еще 17 видов); лишайников — 2% (*Stereocaulon alpinum* +).

Видовое разнообразие: 67 видов, в том числе сосудистых — 41 вид (61.2%, из них кустарничков — 6, или 9.0% от общего видового разнообразия и 14.6% от числа видов сосудистых растений), мхов — 24 (35.8%), лишайников — 2 (3.0%). Эти соотношения близки к выявленным в описании 38Ю (аналогичная полоса выше снежника), основные различия заключаются в уменьшении числа видов и доли лишайников при некотором увеличении числа видов и доли кустарничков. В целом «степень нивальности» здесь ниже, чем в «симметричной» полосе выше ядра снежника, чему соответствует и меньшая ширина нижней полосы: сказывается ускоряющая таяние работа водотоков от снежника; она же является причиной повышения доли растений луговин и сырых евтрофных тундр при некотором уменьшении доли хионофитов.

Вкратце охарактеризуем ближайшее окружение профиля и его продолжение (по склону).

Ниже микропояса $II_н$ начинается полоса низкого кустарникового ивняка из *Salix krylovii* (+ *S. pulchra, S. glauca*) с *Ledum decumbens* и *Cassiope tetragona* (на микроповышениях), в которую по неглубокой ложбине стока вдается нивальная тундровая луговина с ярусом *Salix polaris* (в примеси — *S. reticulata*), сходная с описанием 18К, но с большей ролью гемихионофильного разнотравья (микропояс $III_н$). Далее Salicetum krylovii спускается вдоль ручья, питаемого снежником; ниже по течению (по мере уменьшения нивальности) его сменяет Salicetum lanatae. Днище горной долинки занято сырой тундрой с чередованием Caricetum lugentis (с *Salix pulchra*) на относительно повышенных участках с более мощной торфянистой тундровой дерниной и более евтрофных осочково-ивково-моховых сырых тундр (*Carex misandra, Salix reticulata, Tomenthypnum nitens*) (микропояс $IV_н$).

У восточного (правого по направлению долины) окончания ложа снежника (с растительностью, как в микропоясе II) выше его (западный и северо-западный

склоны крутизной 30°) темнеют крупные мелкокустарниковые (рыхлоподушковидные) куртины *Salix tschuktschorum* (с примесью кустиков *Pentaphylloides fruticosa*) на фоне красочной тундровой луговины с обильными *Ranunculus nivalis, Anemone sibirica, A. richardsonii, Artemisia arctica* subsp. *ehrendorferi, Carex podocarpa,* ярусами *Salix polaris* + *S. reticulata* и *Hylocomium alaskanum*; среди этого контура выделяется бугор с еще цветущей *Cassiope tetragona.* Отдельные кусты *Salix pulchra* до 1.3 м выс. маркируют вероятную минимальную глубину снежного покрова в зимнее время.

Левый (экспонированный на восток) борт горной долинки (в верховье ручья) занят широкой полосой кассиопейной тундры, подобной участкам, описанным в № 37Ю и 17К (микропояс III — макрохионный), тогда как противоположный правый борт (на западном склоне) почти от основания покрыт смешанной аркто-гипоарктокустарничковой (*Ledum decumbens, Cassiope tetragona, Salix tschuktschorum, Betula exilis, Vaccinium vitis-idaea* subsp. *minus*) моховой (*Hylocomium alaskanum, Ptilidium ciliare, Aulacomnium turgidum*) горной тундрой (описание 39Ю), принадлежащей микропоясу IV — мезохионному, как и в описании 36Ю. Однако по режиму увлажнения данный вариант, по-видимому, ближе к чукчеивково-кассиопейной моховой гемихионофитной тундре микропояса V (см. описание 37Ю), с которым он сходен также по крутизне склона (35—40° при западно-юго-западной экспозиции) и по мощности гумусно-торфянистого горизонта (0—12 см). Глубже 12 см (до 16 см — дна прикопки) последний содержит обильные включения щебня; pH хорошо разложившегося торфянистого горизонта ($А_т^{III}$ на глубине 4—9 см) водный 5.45, солевой 4.35, что совпадает с аналогичными показателями в описании 37Ю (кассиопейная тундра), но существенно выше, чем в описании 36Ю (смешанная кустарничковая тундра), где pH $А_т$ водный 4.95, солевой 3.9. Потеря при прокаливании в горизонте хорошо разложившейся органики в описаниях: 39Ю — 45.5%, 36Ю — около 56, 37Ю — около 39, 38Ю — 42%. Это свидетельствует о достаточной интенсивности водного переноса мелкозема, включаемого в органогенные подушки. Сходство 39Ю с описанием 37Ю определяется также подавляющим перевесом мхов над лишайниками в наземном покрове. В описаниях 37Ю и 39Ю, по-видимому, представлены сходные эдафические варианты разных ступеней нивальности, а в 36Ю и 39Ю — разные эдафические варианты единой ступени. Состав и соотношение по ПП видов кустарничков (и низких кустарников *Betula exilis*) в описаниях 36Ю и 39Ю очень сходны, за исключением того, что в 39Ю с ПП 15% представлен *Salix tschuktschorum,* присутствует *Rhododendron parvifolium*, но отсутствует *Salix phlebophylla.* По набору же (и разнообразию) осоковидных, а также по набору видов разнотравья описание 39Ю мезоморфнее (появляются *Carex lugens, C. podocarpa, C. vaginata* subsp. *quasivaginata, Luzula nivalis, Polygonum tripterocarpum, P. ellipticum, Hedysarum hedysaroides, Pedicularis lapponica, Saxifraga nelsoniana, Valeriana capitata, Stellaria ciliatosepala*). Мхи в описании 39Ю играют намного бóльшую роль (ПП 50%) в противоположность лишайникам (9%) при значительной общности состава.

Ниже по горной долине экспозиция склона правого борта изменяется от западно-юго-западной к юго-западной. Здесь на более выпуклых щебнистых участках появляется остепненная дриадовая тундра (с *Carex obtusata, Dianthus repens, Arenaria capillaris, Aster alpinus, Pulsatilla multifida, Oxytropis leucantha* subsp. *tschukotcensis*), чередующаяся с ерничково-багульниковой и вороничной лишайниковой по неглубоким депрессиям и ерничково-кассиопейно-багульниковой моховой — по более глубоким западинам.

В целом же аналогичные комбинации сообществ, варьируя, встречаются и в сходно экспонированных соседних горных долинках правобережья р. Паляваам.

Анализ описанного выше микропоясного ряда северного горного склона будет представлен в отдельной статье. Из приведенной здесь характеристики сообществ, слагающих профиль, видны их контрастность по многим показателям, а также

их высокая дискретность, что, по мнению ряда авторов (Bliss, 1963; Douglas, Bliss, 1977), вообще свойственно тундровым и высокогорным сообществам при распределении их по градиенту нивальности.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Александрова В. Д. Геоботаническое районирование Арктики и Антарктики. Л.: Наука, 1977. 188 с. — *Афонина О. М.* Листостебельные мхи Чукотского полуострова. Магадан: Изд-во ДВО АН СССР, 1988а. Ч. I. 43 с.; 1988б. Ч. II. 57 с. — *Баландин С. А.* Сухие щебнистые горные тундры Центральной Чукотки (эколого-фитоценологическая характеристика, анализ флороценотического комплекса) // Бот. журн. 1978. Т. 63. № 4. С. 603—612; № 5. С. 712—721. — *Баландин С. А.* Сухие щебнистые горные тундры Чукотки (эколого-фитоценологическая характеристика, анализ флороценотического комплекса): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1984. 24 с. — *Баландин С. А., Разживин В. Ю.* Влияние снежного покрова на распределение растительности на юго-востоке Чукотского полуострова // Бот. журн. 1980. Т. 65. № 12. С. 1719—1733. — *Грибова С. А., Исаченко Т. И.* Картирование растительности в съемочных масштабах // Полевая геоботаника. Л.: Наука, 1972. Т. 5. С. 137—330. — *Гуричева Н. П.* О растительности природниковых луговин // Экология и биология растений целинных районов Казахстана. Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. 1965. Вып. 17. С. 200—218. — *Гуричева Н. П.* Растительность мелкосопочных луговин юго-западной части Центрального Казахстана (опыт использования метода микропоясных экологических рядов): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1972. 27 с. — *Жукова А. Л., Катенин А. Е.* К флоре печеночных мхов Чукотского полуострова // Бот. журн. 1975. Т. 60. № 9. С. 1319—1325. — *Катенин А. Е.* Классификация неоднородных территориальных единиц растительности тундровой зоны // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 2. С. 186—197. — *Катенин А. Е., Резванова Г. С.* Типы хионогенных фитокатен в растительном покрове нижнего пояса гор Чукотского полуострова // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 2. С. 195—204. — *Макарова И. И., Катенин А. Е.* Лишайники межгорной котловины и низкогорий в среднем течении реки Амгуэмы на западе Чукотского полуострова // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 2. С. 159—169. — *Полозова Т. Г.* Состав биоморф и некоторые особенности структуры реликтовых степных сообществ Западной Чукотки // Бот. журн. 1983. Т. 68. № 11. С. 1503—1512. — *Полозова Т. Г.* Адаптивные особенности растений снежников и сухих щебнистых горных тундр Чукотки // Адаптация организмов к условиям Крайнего Севера. Таллин: Изд-во АН ЭССР, 1984. С. 135—140. — *Разживин В. Ю.* Нивальная растительность Чукотской тундры (эколого-ботаническая характеристика, анализ флороценотического комплекса): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1983. 20 с. — *Разживин В. Ю.* Анализ нивального флороценотического комплекса Чукотской тундры // Бот. журн. 1984. Т. 69. № 8. С. 1001—1010. — *Холод С. С.* Классификация фитокатен горных склонов Центральной Чукотки. Морфологический аспект // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 9. С. 1239—1249. — *Юрцев Б. А.* Ботанико-географическая зональность и флористическое районирование Чукотской тундры // Бот. журн. 1973. Т. 58. № 7. С. 945—964. — *Юрцев Б. А.* Проблемы ботанической географии Северо-Восточной Азии. Л.: Наука, 1974. 159 с. — *Юрцев Б. А.* Координация исследовательских программ разной интенсивности как подход к комплексному изучению биосферы // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1975. № 4. С. 618—623. — *Юрцев Б. А.* Реликтовые степные комплексы Северо-Восточной Азии. Новосибирск: Наука, 1981. 168 с. — *Юрцев Б. А.* Мегаберингия и криоксерические этапы истории ее растительного покрова // Комаровские чтения (БПИ ДВНЦ АН СССР, Владивосток). 1986. Вып. 33. С. 3—53. — *Юрцев Б. А.* Проблемы выделения тундрового типа растительности // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 1. С. 30—41. — *Юрцев Б. А., Петровский В. В., Коробков А. А., Королева Т. М., Разживин В. Ю.* Обзор географического распространения сосудистых растений Чукотской тундры // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1979. Т. 84. Вып. 5. С. 111—122; Вып. 6. С. 74—86. — *Юрцев Б. А., Коробков А. А., Баландин С. А.* Вид центральноазиатского рода *Hedinia* (*Brassicaceae*) на Западной Чукотке // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 8. С. 1031—1040. — *Bliss L. C.* Alpine plant communities of the Presidental Range, New Hampshire // Ecology. 1963. Vol. 44. N 4. P. 678—697. — *Douglas G. W., Bliss L. C.* Alpine and high subalpine plant communities of the North Cascade Range, Washington and British Columbia // Ecol. Monographs. 1977. Vol. 47. N 2. P. 113—150.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 13 VII 1992

SUMMARY

The intralandscape differences in winter snow distribution are of special ecological significance in the arctic and alpine regions, for they determine the duration of the vegetation period as well as the conditions of overwintering. The aim of this study was to clear up the influence of the snow regime on the tundra vegetation of the north-facing mountain slopes in the middle reaches of the Palyavaam river in the western Chukotka Mountains. From the point of view of plant geography this territory seems to be an enclave or the northernmost area of the southern subzone of the hypoarctic tundras, with the increased coenotic role and species diversity of shrub communities. The area location is close to the eastern boundary of the western Chukotka circuit of the Chukotka floristic province but is within its limits. The local flora list numbers more than 390 species and subspecies of vascular plants. A short sketch of the vegetation of the area studied is given. Five communities that form a microzonal sequence (a chionogenous phytocatena) on the north-facing slope are described in detail. Each of them represents a specific grade of snow regime — from the achionic one upslope to the megachionic near the snowbed permanent core. The stand tables allow us to see that each of the communities belongs to a contrasting type which is well-delimited from the others both floristically and structurally. Hence the cover pattern is significantly discrete.

УДК 581.555.22

С. С. Холод

РОЛЬ СНЕЖНОГО ПОКРОВА В ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ЮЖНОЙ ЧАСТИ ОСТРОВА ВРАНГЕЛЯ. ЦЕНОТИЧЕСКИЙ УРОВЕНЬ

S. S. HOLOD. THE EFFECT OF THE SNOW COVER ON THE DIFFERENTIATION OF VEGETATION IN THE SOUTHERN PART OF WRANGEL ISLAND. THE COENOTIC LEVEL

Рассмотрено влияние мощности и плотности снежного покрова на структуру растительности южной части о-ва Врангеля. Диапазоном варьирования мощности и плотности снега на конкретных участках каждого синтаксона определяется хионо-экологический ареал этого синтаксона. Вся совокупность хионо-экологических ареалов исследованного района разбита на 7 групп, каждой из которых соответствует свой тип энтопия по признаку характера снегонакопления. В условиях исключительной малоснежности острова наиболее существенными факторами, влияющими на степень проективного покрытия растительности и характер ее горизонтального сложения (повсеместное проявление внутриценотической неоднородности и разреженности покрова), являются варьирование мощности снега в диапазоне 0—30 см и высокая плотность снега (0.35—0.45 г/см^3), снижающая его теплозащитные свойства.

Определяющее влияние снежного покрова на растительность тундры (ее состав, структуру, биомассу, жизненные формы, особенности жизненного цикла) — факт, широко используемый при интерпретации экологических особенностей тундровой растительности (Сочава, 1934; Тихомиров, 1956; Александрова, 1961а, б). Существенное значение для выявления связи между синтаксонами классификации растительности и снежным покровом имеют проводимое на основе анализа флористического состава территории выделение групп видов (флороценотических комплексов) по их отношению к снежному покрову (хионофилы—хионофобы, гемихионофилы—гемихионофобы) и соотнесение их с типами местообитаний — экотопами (Баландин, Разживин, 1980; Разживин, 1984). Различение видов и групп видов по их отношению к снегу является основой последующего анализа экологии растительных сообществ, формирующихся в условиях высокой степени вариабельности характеристик снежного покрова в пространстве.

По мере продвижения к северу в пределах тундровой зоны снег становится фактором, резко лимитирующим обменные процессы в биогеоценозе: ежегодное производство биомассы, формирование органогенных горизонтов почв и др. При этом небольших колебаний параметров снежной толщи в пространстве достаточно для существенных изменений характера растительного покрова (видового состава, обилия видов и общего задернения субстрата, ярусности, соотношения экологических групп видов, биоморф, внутриценотического сложения). Подобная ситуация характерна для арктической тундры о-ва Врангеля, где малоснежье является наиболее существенной чертой зимнего состояния ландшафта.

Формирование снежного покрова южной части о-ва Врангеля (окр. бухты Сомнительной) происходит в условиях крайне малого количества годовых осадков — 211 мм (Брязгин, Воскресенский, 1988), малого количества зимних осадков — 119 мм (Скрыльник, 1976) и интенсивного перераспределения снега

сильными северными и северо-восточными ветрами, преобладающими в зимнее время (Леонтьева, 1937). Характерны постоянные по направлению зимние ветры (которые часто достигают скорости 15—20 м/с), способствующие тому, что норма накопления и сноса снега на одних и тех же энтопиях выдерживается из года в год на одном и том же уровне. Возобновляющаяся каждый год картина неравномерного распределения снежного покрова способствует формированию резко неравномерного распределения в пространстве тепла и влаги, лимитирующих жизненный цикл растений.

Мощность пласта снега колеблется в целом по ключевому участку от 0 до 300 см. Снег полностью сдувается с горных вершин, наветренных горных склонов на высотах 250—900 м, с краевых частей (бровок) нагорных террас всех высотных уровней, краевых частей водоразделов приморской равнины. Периодически в течение зимы обесснеживаются бугры и крупные полигоны на подгорных педиментах и на площадках нагорных террас.

Для острова характерна частая смена мощности снежного покрова в пространстве, происходящая в пределах одной ландшафтной фации (участков ассоциаций или разреженных группировок). Показатель такой вариабельности мощности снега — коэффициент вариации (C_v) — колеблется в диапазоне 0.40—0.50, но в ряде случаев достигает значения 0.70—0.80, что определяется, с одной стороны, проявлением микро- и нанорельефа, а с другой — наличием ярко выраженных форм ветровой аккумуляции снега.

Постоянные и сильные ветры в течение всей зимы приводят к резкому уплотнению снега. Плотность снега в среднем колеблется в диапазоне 0.35—0.45 г/см^3. В первые дни после снегопадов (начало зимы или весна) формируются относительно рыхлые пласты снега (0.25—0.30 г/см^3), но время их существования ограничено: через 2—3 дня они под влиянием сильных ветров многократно переоткладываются и уплотняются до предельных значений плотности, зависящих от скорости ветра. Снег, легший на поверхность обнаженного грунта весной, полностью сдувается. Наибольшей плотности (0.50—0.53 г/см^3) снег достигает на участках снежных забоев (зоны ветровой тени уступов, узких или глубоко врезанных долин) при мощности его более 1.5 м.

Протаивание снежного пласта происходит дифференцированно в соответствии с мощностью и плотностью снега, экспозицией склона, высотой над уровнем моря. В условиях преимущественной ориентированности форм макро- и мезорельефа южной части острова на юг и обусловленного этим повышенного притока прямой солнечной радиации большую роль в процессе схода снега играет испарение.

Преобладание в течение зимы северных и северо-восточных ветров приводит к тому, что основная масса снега оседает на склонах и террасах южной и юго-западной экспозиций. Усиленный приток прямой солнечной радиации способствует ускоренному протаиванию тонких пластов снега, залегающих на бровках террас, крутых склонах, обращенных на юг: поверхность грунта на этих энтопиях освобождается от снега во второй половине апреля. Но снежники южных склонов, несмотря на экспозицию, стаивают довольно медленно (по причине большой массы и высокой плотности снега). Небольшие снежники стаивают к середине июня, а крупные (мощность снега более 2.5 см) — только к середине или к концу июля.

Доля испарения и снеготаяния в процессе схода снега меняется в зависимости от абсолютной высоты энтопия. Испарение снега особенно интенсивно происходит в яркие солнечные апрельские дни (конец апреля) на высотах 500—900 м. Но уже в мае в период сильных метелей сход снега в горной части ключа задерживается, чему способствует уменьшение числа дней с солнечной погодой. В результате этого процесс схода снега в горах растягивается до конца июня, а на высоко поднятых над уровнем моря террасах (700—900 м) — до конца июля. Это способствует тому, что поверхности высоко расположенных нагорных террас в течение всего лета увлажняются талыми водами снежников, в то время как

поверхности нижележащих террас и подгорного шлейфа к середине лета уже испытывают некоторое иссушение.

Взаимосвязь снега и растительности выявлена нами для 17 синтаксонов, выделенных на ключевом участке «Бухта Сомнительная» (13 ассоциаций и 4 комитаций — типов разреженных группировок). [1] Полевые наблюдения за характером распределения снежного покрова на эталонном участке проводились нами весной (апрель—май) 1986 и 1988 г. в период максимума снегонакопления. Измерения мощности снежного покрова и последующая обработка рядов измерений производились строго по контурам растительности, относящимся к одной синтаксономической разности, установленной на основе обработки геоботанических описаний, которые были сделаны в летние полевые сезоны 1984 и 1985 г. Промеры мощности снега производились стальным щупом на двух профилях, пересекающих контур сообщества (или разреженной группировки) во взаимно перпендикулярных направлениях. Расстояние между точками соседних промеров: 10 м — для крупных контуров (более 100 м в поперечнике), 5 м — для средних контуров (от 20 до 100 м в поперечнике), 2 м — для мелких контуров (менее 20 м в поперечнике, в том числе и для снежников). Замеры плотности снега производились с помощью весового снегомера ВС-43 с частотой замеров: 1 измерение плотности на 10 измерений мощности снега. В процессе обработки материалов снегосъемки для каждого конкретного растительного контура, относящегося к одному синтаксону, устанавливались среднее значение мощности снега (h_0), коэффициент вариации (C_v) мощности снега и водозапас (снегозапас) (по: Кузьмин, 1960).

При обработке рядов промеров мощности и плотности снега по конкретным контурам и сопоставлении этих результатов по признаку отношения к одной синтаксономической разности выявлен довольно большой разброс характеристик снежного покрова (мощности и плотности) на разных участках, относящихся к одному синтаксону. Принимая во внимание это обстоятельство, а также то, что объем снегоотложений на сходных энтопиях в 1986 и 1988 г. в период максимума снегонакопления различался на 30—40% [при теоретически возможных в тундре отклонениях объема снегоотложения от среднего, равных 150% (Ракита, Павлов, 1963)], мы представили результаты промеров пластов снега на конкретных участках тех или иных синтаксонов в виде изоплет, построенных по методу Л. Г. Раменского (1938). Изоплеты в данном случае позволяют отразить диапазон варьирования характеристик снежного покрова в пространстве (на разных участках одной ассоциации) и во времени (в годы с различной снежностью). Результаты промеров снега представлены на рис. 1.

Анализ приведенной схемы позволяет разбить все поле значений мощности и плотности снега на несколько градаций, в каждой из которых будет отражена определенная норма снегонакопления. Для обозначения этих градаций снегонакопления используем обозначения групп экотопов различной степени заснеженности, принятых в работе С. А. Баландина и В. Ю. Разживина (1980) для юго-востока Чукотского п-ова. При этом примем во внимание то, что конкретные значения мощности снежного покрова в олиго-, мезо-, макро- и мегахионных экотопах юго-востока Чукотского п-ова существенно отличаются от конкретных значений мощности снега, обозначаемых сходными терминами для о-ва Врангеля. Каждую градацию снегонакопления будем относить к определенному типу энтопия. [2] Диапазон варьирования мощности и плотности снега каждого типа энтопия заключает в себе диапазоны варьирования мощности и плотности снега

---

[1] Из анализа исключен ряд синтаксонов, для которых результаты измерений мощности и плотности снега оказались нерепрезентативными.

[2] В данной работе мы преднамеренно используем понятие «энтопий», полагая, что мощность и плотность снега не являются факторами, непосредственно влияющими на растительность, и относятся к категории местоположения — энтопия (Раменский, 1938).

Рис. 1. Хионо-экологические ареалы южной части о-ва Врангеля.

Арабскими цифрами здесь и на рис. 2, 3 обозначена вся совокупность синтаксонов. Ассоциации: *1* — Salix glauca subsp. callicarpaea+Schistidium strictum; *2* — Dryas chamissonis+Salix glauca subsp. callicarpae+Dicranum sp.; *3* — Dryas punctata+Salix phlebophylla+Salix glauca subsp. callicarpaea; *4* — Salix reptans+Alopecurus alpinus; *5* — Carex lugens+Salix pulchra—Aulacomnium palustre; *6* — Carex lugens+Salix reptans—Tomenthypnum nitens var. Dryas punctata; *7* — Carex lugens+Salix reptans—Tomenthypnum nitens var. Salix rotundifolia; *8* — Dryas punctata+Aulacomnium turgidum+Tortella tortuosa; *9* — Drepanocladus revolvens+Cinclidium arcticum—Equisetum arvense+Hierochloë pauciflora; *10* — Drepanocladus sendtneri—Carex membranacea+Eriophorum triste; *11* — Carex stans—Drepanocladus sp.; *12* — Salix polaris+Oxyria digyna+Artemisia arctica; *13* — Salix rotundifolia+Ditrichum flexicaule+Schistidium apocarpum; комитации: *14* — Carex rupestris+Minuartia macrocarpa+Luzula confusa; *15* — Oxyria digyna+Myosotis asiatica+Trisetum spicatum; *16* — Oxytropis gorodkovii+Saxifraga oppositifolia+Salix rotundifolia; *17* — Puccinellia phryganodes+Phippsia algida+Stellaria humifusa. Типы энтопиев: *II* — олигохионный со слабо уплотненным снегом, *III* — олигохионный с плотным снегом, *IV* — мезохионный со слабо уплотненным снегом, *V* — мезохионный с плотным снегом, *VI* — мезомакрохионный, *VII* — макромегахионный; пунктиром указаны условные линии раздела градаций мощности и плотности снега. По оси абсцисс — мощность снега, см; по оси ординат — плотность снега, г/см^3.

определенной группы синтаксонов, каждый из которых (диапазон) рассматривается нами как хионо-экологический ареал синтаксона. Каждому типу энтопиев, выделяемых по признаку снегонакопления, присущи свои эколого-ценотические группы видов, типы внутриценотического сложения или типы распределения растений в разреженных группировках. Всего нами выделено 7 типов энтопиев и соответствующих им групп хионо-экологических ареалов синтаксонов: ахионный, олигохионный со слабо уплотненным снегом, олигохионный с плотным снегом, мезохионный со слабо уплотненным снегом, мезохионный с плотным снегом, мезомакрохионный, макромегахионный.

Некоторые из выделенных групп хионо-экологических ареалов синтаксонов «допускают» их дальнейшее разделение по характеру растительности, дифференцируемой не по мощности и плотности, а по другим параметрам, таким как продолжительность залегания снега, очередность протаивания различных участков и пр. Но в данной работе мы исходим из представления, что решающими факторами дифференциации растительности являются именно мощность и плотность снега, определяющие в течение 9—10 месяцев в году возможности теплозащиты дернины и перезимовки растений. Далее опишем выделенные типы энтопиев и соответствующие им группы хионо-экологических ареалов.

I. **А х и о н н ы й.** Этот тип энтопиев характеризуется постоянным сдуванием снега или полным отсутствием его в течение всей зимы. На таких энтопиях формируется 2 синтаксона: комитация Pseudephebe pubescens + Bryocaulon divergens + Alectoria nigricans и комитация Luzula confusa + Saxifraga funstonii + + Bryocaulon divergens.[3] Эти типы разреженных группировок занимают большие площади в горной части исследованной территории: первый тип — на плоских вершинах на высотах 600—950 м и на обширных сухих террасах на этих же уровнях, второй — в верхних и средних (а на выступах — и в нижних) частях горных склонов.

Виды, приуроченные к данному типу энтопиев, представлены группой эпилитных листоватых и кустистых лишайников: *Pseudephebe pubescens, Bryocaulon divergens, Parmelia stygia, Umbilicaria proboscidea, Cetraria hepatizon,* а также *Umbilicaria torrefacta, U. decussata, Parmelia separata, Cetraria commixta, Hypogymnia intestiniformis, H. almquisti*; группой цветковых растений-хионофобов, тяготеющих к каменистым и щебнистым субстратам: *Saxifraga funstonii, Artemisia glomerata, Luzula confusa, Androsace ochotensis, Chrysosplenium wrightii, Erysimum pallasii, Festuca brachyphylla, Androsace chamaejasme* subsp. *arctisibirica.* Группа цветковых растений характеризует условия склонов, где снег после выпадения задерживается на несколько дней (чаще в период весенних снегопадов). Различия эколого-ценотических групп видов на уровне крупных биоморфологических подразделений растительности при сходном режиме заснеженности определяются в основном различием в динамике субстратов — степени его подвижности. Энтопические различия приводят и к существенному различию во внутреннем строении разреженных группировок и их проективного покрытия. В первом случае (лишайниковые группировки плоских вершин) формируются участки плотных лишайниковых ковриков, покрытие внутри которых может доходить до 70%. Сгущения и разрежения лишайникового покрова в пространстве определяются исключительно степенью выветрелости породы и ее подвижностью. Во втором случае (разреженные травянистые группировки склонов) растительный покров представлен отдельными особями цветковых, удаленных друг от друга на расстояние от 1 до 5 м. В нижних частях склонов, где образуются натеки мелкозема, формируются семиагрегации — сочетания отдельных особей цветковых, латок лишайников и дернинок мхов с цветковыми.

[3] Хионо-экологические ареалы этих синтаксонов не нашли отражения на приведенном рис. 1, поскольку значения мощности и плотности снега для них отсутствуют бóльшую часть зимы.

II. **Олигохионный со слабо уплотненным снегом.** Этот тип энтопиев характеризуется снежным покровом мощностью 9—15 см и плотностью 0.27—0.37 г/см^3; для него характерны 2 синтаксона: комитация Carex rupestris + + Minuartia macrocarpa + Luzula confusa и ассоциация Salix glauca subsp. callicarpaea + Schistidium strictum. Оба эти синтаксона формируются в сходных условиях режима снегонакопления и снеготаяния: «перфорированного» в течение всей зимы снежного покрова (с большими участками оголенного грунта), раннего схода снега (2—3-я декада апреля) и подверженности зимой и весной снеговой корразии. Такой режим заснеженности определяется положением участков первого из перечисленных синтаксонов на выпуклинах нижних частей склонов, второго — в краевых частях обширных водоразделов приморской равнины.

Следующая группа видов индицирует условия снегонакопления на этих энтопиях: *Carex rupestris, Minuartia macrocarpa, Castilleja elegans, Potentilla uniflora, Hierochloë alpina, Salix glauca* subsp. *callicarpaea, Pedicularis langsdorffii, P. verticillata.* Эта группа видов распадается в свою очередь на 2 группы, каждая из которых характеризует климатический режим энтопия в поздневесенний и летний периоды, а также некоторые эдафические особенности энтопия. Первая группа — *Carex rupestris, Minuartia macrocarpa, Castilleja elegans, Potentilla uniflora, Hierochloë alpina* — формируется при большем притоке солнечной радиации в поздневесенний период и на более щебнистом субстрате, чем вторая группа. Вторая группа — *Salix glauca* subsp. *callicarpaea, Pedicularis langsdorffii* — характеризует условия интенсивной обдуваемости энтопия, причем не только зимой и ранней весной, но и летом.

Литологические и климатические различия энтопиев приводят к существенным различиям жизненных форм видов-доминантов и типов сложения сообществ и разреженных группировок. В разреженных группировках преобладают отдельные дерновинки (*Carex rupestris*) и рыхлые кустики (*Minuartia macrocarpa*) цветковых. В сообществах краевых частей водоразделов господствует простратная ива *Salix glauca* subsp. *callicarpaea,* ветви которой плотно прижаты к субстрату, а травы и мхи выполняют функцию заполнителей промежутков между ветвями (часто используя крупные стволики ивы как укрытие от ветра).

III. **Олигохионный с плотным снегом.** Характеризуется снежным покровом мощностью 9—15 см и плотностью 0.38—0.46 г/см^3. В отличие от предыдущего типа на рассматриваемых энтопиях снежный покров характеризуется постоянством залегания в течение всей зимы, хотя и относительно ранним сходом (3-я декада апреля—1-я декада мая). На этих энтопиях формируются ассоциации: Dryas chamissonis + Salix glauca subsp. callicarpaea + Dicranum sp. и Dryas punctata + Salix phlebophylla + S. glauca subsp. callicarpaea. Обе они занимают довольно большие площади в верхних и средних частях подгорных шлейфов, на повышенных и сухих участках приморской равнины.

Группа видов, приуроченная к этому типу энтопиев, следующая: *Dryas chamissonis* var. *incana, D. punctata, Salix phlebophylla, Oxytropis czukotica, Poa malacantha.* Маломощный, но довольно уплотненный слой снега определяет возможности совместного произрастания довольно большого числа видов, имеющих широкую экологическую амплитуду как в отношении к снежному покрову, так и в отношении к другим абиотическим факторам (увлажнение, щебнистость и химизм субстрата). Вместе с тем снегового укрытия здесь уже достаточно для формирования связного растительного покрова с покрытием на некоторых участках до 50—60%. Тундровая дернина характеризуется неясно-сетчатым типом сложения (Холод, 1986): на фоне задернованных участков хорошо обособляются пятенные отдельности неправильной формы, которые или находятся на одном гипсометрическом уровне с дерниной, или приподняты над ней и тогда образуют плоские полигоны. В последнем случае в покрове прослеживается нано- и микроэнтопическая избирательность видов: *Salix phlebophylla* обычно образует

кайму по периферии пятна полигона (зона наиболее раннего протаивания снега и образования ледяных парничков), *Dryas punctata* плотным ковриком окаймляет бортик-бордюр полигона (протаивание здесь начинается на 2—3 дня позже, чем в предыдущем случае), а основная масса разнотравья (часто на фоне ковра *Dryas punctata*) приурочена к межпятенным и межполигональным участкам.

IV. **Мезохионный со слабо уплотненным снегом.** Снежный покров этого типа энтопиев (мощность 15—30 см, плотность 0.31—0.37 г/см^3) формируется при несколько меньшей ветрености погоды, чем предыдущего.

В данных условиях снегонакопления формируются 2 ассоциации — Salix reptans + Alopecurus alpinus и Carex lugens + Salix pulchra—Aulacomnium palustre. Первая их этих ассоциаций формируется на приподнятых (межложбинных) участках водоразделов приморской равнины, вторая — в верхних частях подгорных педиментов. Различия в видовом составе и характере внутриценотического сложения этих ассоциаций определяются преимущественно особенностями летнего увлажнения. Участки ассоциации Salix reptans + Alopecurus alpinus формируются на микро- и наноплакорах приморской равнины, «выключенных» из стока в летний период (Юрцев, 1989), участки ассоциации Carex lugens + Salix pulchra—Aulacomnium palustre формируются в условиях постоянного подтока влаги летом (выклинивающиеся грунтовые воды верхнего шлейфа).

Для данного типа энтопиев характерна следующая группа видов: *Salix reptans, Alopecurus alpinus, Salix pulchra, Nardosmia frigida, Deschampsia borealis, Arctagrostis latifolia.* Для внутриценозного строения обеих ассоциаций характерен регулярно-пятнистый тип строения (Холод, 1986). Пятна оголенного грунта имеют часто правильную форму (окружность или овал). Видовой состав растений на пятнах грунта довольно стабилен в разных частях одного контура. Такие особенности пятнистой тундры определяются различными сроками схода снега на пятнах и в пределах дернины. На пятнах снег сходит раньше на 8—12 дней, поэтому пятна подвержены коррадирующему воздействию снежных частиц, а под действием дополнительного притока тепла под пятнами более энергично идет процесс протаивания слоя сезонной мерзлоты и активизации криотурбационной деятельности в весенний период (Тихомиров, 1952). В результате этого на пятнах создается особый экологический режим по сравнению с участками дернины. Чередование дней с активной протайкой при солнечной погоде и дней с кратковременным смерзанием оттаявшего слоя почвы способствует возникновению явления «кипения» и ледяных стебельков, в процессе которого происходят разрыв корешков цветковых растений под пятнами, сползание органогенной массы к периферии пятна и формирование здесь дернистого валика (Игнатенко, Норин, 1969).

V. **Мезохионный с плотным снегом.** Этот тип снегонакопления преобладает по площади в южной части о-ва Врангеля. Мощность снега варьирует в диапазоне 16—35 см, плотность снега — 0.38—0.46 г/см^3. Снежный покров формируется при сильных ветрах, в то же время в дни с наиболее сильными ветрами снег не сдувается. Для поверхности снежного пласта характерны многочисленные скульптурные формы, связанные с аккумуляцией снега и последующей эрозией аккумулятивных форм, происходящей под влиянием сильных ветров: снежная рябь, снежные барханы, языковые наносы, заструги (Кузьмин, 1960), ветровые доски (Снег, 1986). Эти формы после каждой сильной метели меняют свое положение относительно основного, нижнего, пласта снега или «дрейфуют» по поверхности такого пласта (Pruitt, 1970). Положение в пространстве этих аккумулятивных форм никак не связано с нанорельефом грунта и дернины и определяется исключительно динамикой метелевого переноса. «Дрейф» аккумулятивных ветровых форм по поверхности постоянного пласта снега приводит к тому, что мощность снега на одном и том же участке сообщества (или

группировки) в течение зимы меняется несколько раз. Это приводит к постоянному колебанию значений теплоизолирующего эффекта пласта снега в одной точке, причем часто значительному, поскольку вертикальная мощность некоторых наиболее крупных аккумулятивных форм снега соизмерима с мощностью основного пласта. Эффект дрейфа ветровых форм и следующее отсюда непостоянство теплового режима снежной толщи усиливают воздействие на растительную дернину криотурбационных процессов, способствуя нарушению цельности этой дернины, неупорядоченному, хаотичному рисунку, образуемому отдельными микрогруппировками растений друг относительно друга и пятнами грунта относительно дернины, перемешиванию видов пятен и дернистых отдельностей.

Рассматриваемому типу энтопиев соответствует наибольшее число синтаксономических разностей, ареалы которых налегают друг на друга на схеме хионоэкологических ареалов. В число этих синтаксонов входят ассоциации Carex lugens + Salix reptans—Tomenthypnum nitens (с вариантами Dryas punctata и Salix rotundifolia, определяемыми варьированием значений щебнистости, химизма и увлажненности субстрата), Dryas punctata + Aulacomnium turgidum + Tortella tortuosa, Drepanocladus sendtneri—Carex membranacea + Eriophorum triste, Carex stans—Drepanocladus sp. Кроме того, сюда заходит часть ареала ассоциации Carex lugens + Salix pulchra + Aulacomnium palustre.

Довольно широкий диапазон варьирования экологических условий, в которых существуют фитоценозы этих ассоциаций, затрудняет выявление диагностической группы видов, характеризующих именно данный тип энтопиев. Перемешиванию видов с различными эколого-ценотическими свойствами способствует наличие большого числа разностей микро- и нанорельефа, к которым приурочены виды, характеризующиеся различным отношением к снегу: гемихионофилы, мезохионофилы, хионофобы (Баландин, Разживин, 1980).

Большая группа видов, находящая благоприятные условия для существования в пределах данного типа энтопиев, включает в себя виды, характерные для предыдущего типа (*Salix reptans, Alopecurus alpinus, Deschampsia borealis, Arctagrostis latifolia*), виды-эдификаторы сообществ плакорного типа приморской равнины (*Carex lugens, Tomenthypnum nitens*), виды-кальцефилы — строители ценозов подгорных шлейфов, увлажняемых пластовыми потоками кальцийсодержащих вод (*Carex membranacea, Eriophorum triste, Drepanocladus sendtneri*). Особое положение занимает группа видов, характерная для участков с несколько более поздними сроками схода снега, чем в целом для всего типа, а также с условиями летнего переувлажнения: *Carex stans, Hierochloë pauciflora, Dupontia fisheri, Caltha arctica.*

На участках преобладающих по площади ассоциаций (первых 2 из перечисленных выше) протаивание в отличие от предыдущего типа происходит недифференцированно по времени относительно той или иной разности грунта и соответственно растительности. Сход снега происходит здесь путем вытаивания крупных пластов снега, закрывающих одновременно все разности растительности. Формирующийся при этом спорадически-пятнистый тип сложения поверхности тундры (Холод, 1986) характеризуется пятнами грунта неправильной формы, часто вытянутыми, многократно «перетянутыми» дернистыми перемычками. Наиболее характерные черты сложения дернины — нерегулярность чередования в пространстве микрогруппировок, непостоянство их состава, «вторжения» видов, слагающих дернину, на пятенные отдельности.

VI. **Мезомакрохионный.** Этот тип имеет диапазон мощности снежного покрова 35—70 см и диапазон варьирования плотности 0.28—0.49 г/см^3. Снежный пласт с такими характеристиками формируется на энтопиях, где уменьшается скорость ветра: на довольно крутых подветренных склонах, тыловых частях нагорных террас, а также на низких приморских террасах и пляжах. Большие колебания мощности и плотности снега характерны для всех конкретных участков,

относящихся к этому типу энтопиев, что происходит в силу непостоянства ветрового режима в течение всей зимы.

Синтаксоны этого типа энтопиев представлены комитациями Oxyria digyna + Myosotis asiatica + Trisetum spicatum, Oxytropis gorodkovii + Saxifraga oppositifolia + Salix rotundifolia, Puccinellia phryganodes + Phippsia algida + Stellaria humifusa. Эти синтаксоны отличаются друг от друга видами-доминантами, принадлежащими к различным эколого-ценотическим группам. При общем режиме заснеженности (большом диапазоне варьирования снежного покрова) собственно макрохионные условия индицирует только следующая группа видов: *Oxyria digyna, Artemisia arctica* subsp. *ehrendorferi, Taraxacum macilentum.*

Другие 2 группы видов — *Saxifraga oppositifolia, Dryas integrifolia* и *Puccinellia phryganodes, Phippsia algida, Stellaria humifusa, Cochlearia groenlandica* — индицируют соответственно условия горных склонов и террас, сложенных кальцийсодержащими породами, и условия сильного засоления на пляжах приморских лагун. Влияние этих дифференцирующих факторов оказывается более сильным, чем влияние снега. Все разреженные группировки этого типа характеризуются преобладанием отдельных особей цветковых, часто подушковидных, отдельных куртин и дернинок цветковых растений и мхов, беспорядочно разбросанных по субстрату.

VII. Макромегахионный. К этой категории относятся энтопии с мощностью снега более 70 см, с диапазоном плотности 0.35—0.53 г/см^3. Таковыми являются все участки со снежным покровом, стаивающим не ранее середины лета, — снежники. Различной мощностью снежников определяется разновременность схода снега на различных энтопиях — с середины июля до конца августа. Этой разновременностью определяется варьирование флористического состава сообществ, но в целом выделяется группа видов, характеризующая данный тип энтопиев: *Salix polaris, Carex podocarpa, C. tripartita, Allium schoenoprasum, Saxifraga hieracifolia, Taraxacum ceratophorum, Salix rotundifolia.*

На этих энтопиях формируются 2 ассоциации — Salix polaris + Oxyria digyna + + Artemisia arctica и Salix rotundifolia + Ditrichum flexicaule + Schistidium apocarpum. При мощности снега более 80 см создаются условия для существенных изменений в структуре сообществ: совершенно исчезают внутриценотическая неоднородность и обособление разных групп видов на микрогруппировки. Сообщества представлены, с одной стороны, сосудистыми растениями, мхами и лишайниками, равномерно (диффузно) распределенными в пространстве, а с другой — редко- и мелкопятнистой моховой дерниной, состоящей из плотноподушечных мхов (*Ditrichum flexicaule, Oncophorus wahlenbergii*: Мазинг, 1982). В ассоциации Salix polaris + + Oxyria digyna + Artemisia arctica общее проективное покрытие колеблется в большом диапазоне (40—70%), определяемом мощностью пласта снега, влияющего на продолжительность вегетационного периода. В ассоциации Salix rotundifolia + + Ditrichum flexicaule + Schistidium apocarpum общее покрытие достигает 90% и при несколько меньшей мощности снега, чем в предыдущей ассоциации (70—75 см), определяется решающим значением влагозапасов в снеге.

Выявленные выше зависимости между характеристиками снежного покрова и характером внутриценотического сложения сообществ опосредуются теплоизолирующим эффектом снега, воздействующим на поверхность грунта и, как следствие, на интенсивность проявления криотурбационных процессов. Снежный покров, определяя характер пространственной неоднородности микро- и наноразностей грунта, тем самым определяет и основные особенности сложения тундровой дернины. Каждый диапазон мощности снежного покрова отражается на рисунке структурных грунтов и, как следствие, на особенностях этого сложения. Весьма существенная связь прослеживается между структурным рисунком растительности и плотностью снега, ибо от конкретных значений плотности снега зависят возможность проникновения к поверхности почв и растительной дернине

волн холода и, следовательно, определенная интенсивность зимнего вымораживания поверхности почвы, характер горизонтального перемещения почвенных масс и, как следствие, особенности структуры растительных сообществ. При одной и той же мощности снежного покрова, но при разной плотности скорость и глубина проникновения холодного воздуха сквозь снежную толщу будут различными: промерзание грунта и разреженность растительного покрова будут более сильными при более плотном снеге.

При маломощном и плотном снежном покрове (олигохионные энтопии с плотным снегом, а также ахионные энтопии) происходит исключительно сильное вымораживание грунта. Следствие этого — сильно разреженный растительный покров. При увеличении мощности снега и переходе к мезохионному типу энтопиев происходит довольно резкое изменение характера сложения дернины и покрытия растительности, доходящего в ряде случаев до 70%. Именно в этом (среднем) диапазоне характеристик снега происходит максимальное варьирование (в разных синтаксонах) типов сложения дернины. Мезохионный тип энтопиев обусловливает своеобразный ботанический оптимум (Толмачев, 1939), который проявляется в наибольшем числе синтаксонов, соответствующих данному типу, в наибольшем разнообразии типов сложения тундровой дернины и в наибольших значениях проективного покрытия.[4] При дальнейшем увеличении мощности снежного покрова (переходе к макромегахионным энтопиям) общее проективное покрытие постепенно уменьшается.

Представление о распределении общего покрытия по градиенту нивальности дает приведенная на рис. 2 зависимость. В качестве показателя нивальности нами предложен показатель «эффективный снегозапас», в котором наряду с мощностью и плотностью снега учитывается значение коэффициента теплопроводности, связанного нелинейно с плотностью снега (Снег, 1986). Эффективный снегозапас (j) рассчитывался нами по формуле

$$j = kh_0d_0,$$

где k — коэффициент теплопроводности снега,[5] h_0 — средняя мощность снежного покрова, см, d_0 — средняя плотность снега, г/см^3.

Резко асимметричный характер кривой, приведенной на рис. 2, указывает на неравномерное распределение значений проективного покрытия относительно значений эффективного снегозапаса. Небольшое нарастание значений эффективного снегозапаса в начальном диапазоне его значений дает резкий, взрывной характер роста проективного покрытия. Этот рост происходит при переходе от микрохионного к мезохионному типу энтопиев. Наиболее высокая точка кривой (покрытие 95%) соответствует такому интегральному значению снежного покрова, при котором его мощности при высокой плотности уже вполне достаточно для выполнения функции защиты растительной дернины от проникновения волн холода (и разреживания вследствие этого растительного покрова), но еще не является фактором, угнетающе влияющим на растительность вследствие его длительного залегания.[6]

Насколько велика роль снега в южной части о-ва Врангеля как фактора теплоизоляции по сравнению со значением снега как источника увлажнения, показывает сопоставление приведенного выше распределения с распределением

---

[4] Этого нельзя сказать о видовом наборе в синтаксонах, максимум которого не коррелирует с категориями заснеженности энтопиев.

[5] Конкретные значения коэффициента теплопроводности снега взяты из справочника «Снег» (1986), в котором приведена кривая зависимости коэффициента теплопроводности снега от его плотности.

[6] На этом и следующем графиках опущены значения, соответствующие синтаксонам мезомакрохионных энтопиев, поскольку усредненные значения мощности и плотности снега для них не показательны.

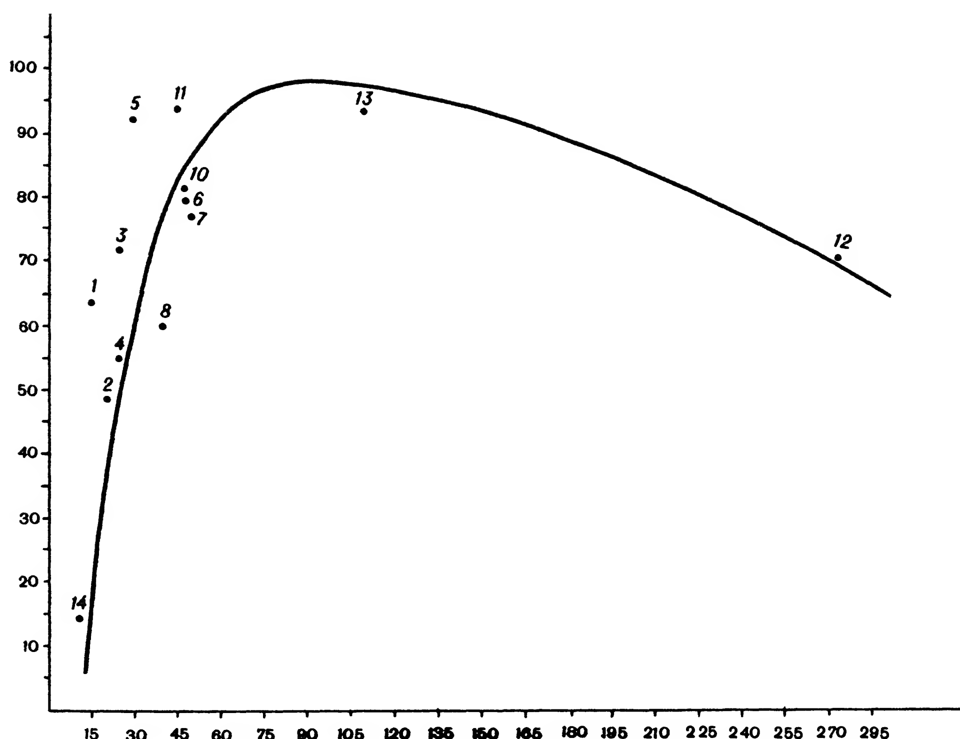


Рис. 2. Зависимость общего проективного покрытия от значений эффективного снегозапаса.

Цифры соответствуют номерам синтаксонов, принятым на рис. 1. По оси абсцисс — эффективный снегозапас, мм; по оси ординат — общее проективное покрытие растительности, %.

значений покрытия мхов в соответствующих синтаксонах по градиенту водозапаса (рис. 3). В этом (втором) случае отсутствует зависимость, подобная той, которая наблюдалась в распределении значений общего проективного покрытия по градиенту эффективного снегозапаса. Моховой покров, обладая высокой влагоемкостью (Тихомиров, 1952), отражает как норму летних осадков (дождевых), так и ежегодную норму влаги, попадающую в почву с талыми водами. При относительно равномерном распределении летних осадков по исследованной территории можно полагать, что различия в обилии мохового покрова на разных энтопиях отражают различия водозапаса в снеговом покрове, а следовательно, и общую контрастность в распределении снега по территории. Из рис. 3 видно, что увеличение значения водозапаса в диапазоне от 0 до 70 мм дает резкое увеличение проективного покрытия мхов (от 0 до 30%). При дальнейшем увеличении водозапаса (в диапазоне 70—120 мм) происходит резкая дифференциация проективного покрытия мхов при сходном значении водозапаса («раздвоение» кривой зависимости на рис. 3): в части синтаксонов происходит нарастание значения покрытия мхов до 50—70% (ассоциации Carex stans—Drepanocladus sp. и Carex lugens + Salix pulchra—Aulacomnium palustre), а в части — резкое падение этих значений до 6—15% (ассоциации Dryas punctata + Aulacomnium turgidum + Tortella tortuosa, Salix reptans + Alopecurus alpinus, Drepanocladus sendtneri—Carex membranacea + Eriophorum triste). Связано это, по-видимому, с тем, что в этом диапазоне водозапаса решающую роль играет также теплоизолирующая функция снега, которая позволяет цветковым

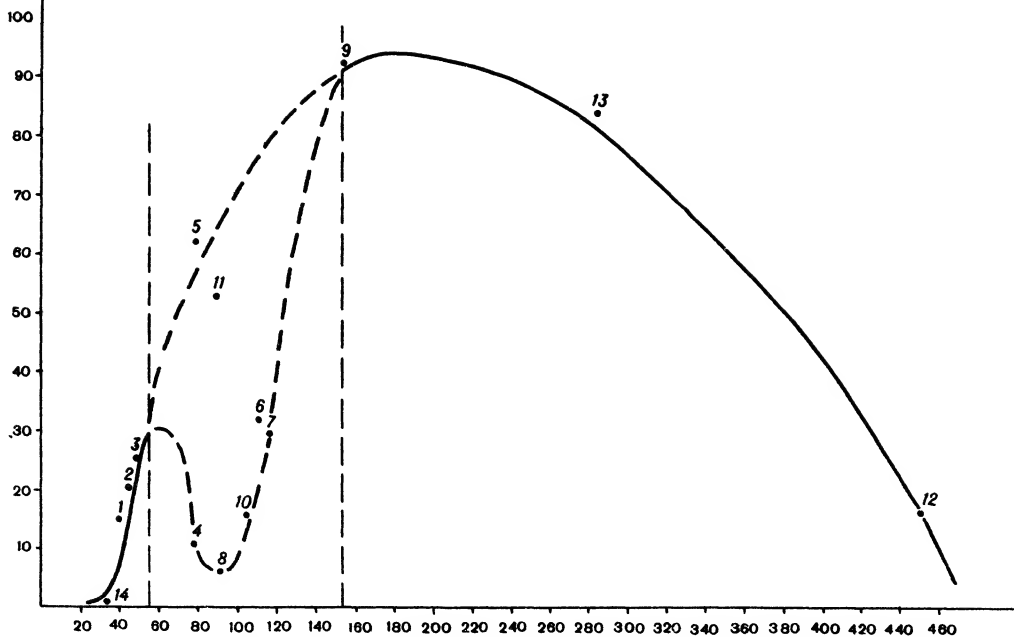


Рис. 3. Зависимость общего проективного покрытия мхов от значений водозапаса.

Цифры соответствуют номерам синтаксонов, принятым на рис. 1; пунктиром ограничена область дифференциации в покрытии мхов (пояснения в тексте). По оси абсцисс — водозапас, мм; по оси ординат — проективное покрытие мхов, %.

растениям занимать господствующие позиции в ценозе (кустарничковые ковры из *Dryas punctata*, крупные куртины злаков), вытесняя мхи. Вытеснению мхов цветковыми способствуют и общие особенности тундровой дернины — перфорированность ее (наличие пятен обнаженного грунта и полигонов), а также общая маломощность снежного покрова в арктической тундре. Максимальное покрытие мхов 90% достигается при водозапасе 180 мм. Данная величина водозапаса характеризует среднемощный снежный покров (35—40 см), но образующийся в депрессиях рельефа; именно поэтому снежный покров небольшой мощности способствует созданию режима относительного переувлажнения в летний период и формированию в подобных энтопиях ассоциации гигрофитов (Drepanocladus revolvens + Cinclidium arcticum—Equisetum arvense + Hierochloë pauciflora). При дальнейшем увеличении водозапаса проективное покрытие мхов довольно резко падает — до 20% (ассоциация Salix polaris + Oxyria digyna + + Artemisia arctica); в данном случае фактор долгого лежания снега играет более существенную роль для степени задернения субстрата, чем общий запас воды в снеге.

В числе факторов, непосредственно определяющих влияние снега на растительность (теплоизолирующего эффекта, увлажнения талыми водами, продолжительности вегетационного периода, защиты от коррадирующего действия снежных частиц), наиболее существенными для южной части о-ва Врангеля являются факторы теплоизоляции и защиты от ветровой корразии. Это связано с тем, что в условиях низких зимних температур, исключительно сильных ветров и малоснежья (до 80% площади ключевого участка покрыто снегом мощностью менее 35 см) снежный покров становится тем минимум-фактором, небольшие колебания которого существенно влияют на варьирование фитоценотических характеристик. Преобладающий маломощный покров снега обусловливает многочисленные проявления криотурбационной динамики грунтов и на фоне этого

процесса — преобладание спорадически-пятнистого типа сложения тундровой дернины. Роль снега в типологических различиях растительности на юге о-ва Врангеля особенно ярко проявляется при минимальных значениях снегонакопления: различия в мощности снега в 5—8 см на олигохионных энтопиях определяют смену синтаксонов на уровне классов ассоциаций (по: Александрова, 1979). Особенно ярко проявляется такой контраст на ахионных энтопиях, различающихся периодичностью залегания снежных пластов.

На мезохионных, мезомакро- и макромегахионных энтопиях колебания мощности снега такого же порядка не дают соответствующего эффекта в растительном покрове: синтаксоны этих энтопиев «допускают» колебания мощности пласта снега в диапазоне 20—25 см (как в пределах контура одного сообщества, так и в разных контурах-участках одного синтаксона) без существенных изменений видового состава и внутриценотического строения.

Роль талых вод наиболее ярко проявляется в небольших депрессиях приморской равнины со среднемощным снежным покровом. Именно здесь создаются условия для длительного летнего переувлажнения и формирования сообществ, в основе которых лежит мощная моховая дернина. При увеличении мощности снега (мезомакро- и макромегахионные энтопии) роль талых вод в формировании облика сообществ резко снижается: эффект талых вод «перекрывается» эффектом долгого лежания снега. Талые воды снежников оказывают наиболее существенное влияние на соседние энтопии, к которым направлен сток этих вод и на которых формируются соответствующие гигрофитные разности растительного покрова.

Общность хионо-экологических ареалов разных синтаксонов при существенном типологическом различии самой растительности — наиболее характерная черта взаимоотношения снега и растительности южной части о-ва Врангеля. Помимо факторов самого снежного покрова, дифференцирующих растительность внутри одной группы хионо-экологических ареалов, таких как продолжительность залегания снега, наиболее существенными факторами дифференциации растительности являются литология и химизм субстрата (карбонатность и натриево-хлоридное засоление).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Александрова В. Д. Влияние снежного покрова на растительность в арктической тундре Якутии // Материалы по растительности Якутии. Л.: Изд-во АН СССР, 1961а. С. 190—221. — *Александрова В. Д.* Влияние снежного покрова на растительность в арктической тундре // Роль снежного покрова в природных процессах. М.: Изд-во АН СССР, 1961б. С. 210—230. — *Александрова В. Д.* Проект классификации растительности Арктики // Бот. журн. 1979. Т. 64. № 12. С. 1715—1730. — *Баландин С. А., Разживин В. Ю.* Влияние снежного покрова на распределение растительности на юго-востоке Чукотского полуострова // Бот. журн. 1980. Т. 65. № 12. С. 1719—1733. — *Брязгин Н. Н., Воскресенский А. И.* Мониторинг атмосферных осадков и продолжительность залегания снежного покрова в Арктике // Мониторинг климата Арктики. Л.: Гидрометеоиздат, 1988. С. 96—105. — *Игнатенко И. В., Норин Б. Н.* Динамика пятнистых тундр восточноевропейского Севера // Проблемы ботаники. 1969. Т. 11. С. 72—90. — *Кузьмин П. П.* Формирование снежного покрова и методы определения снегозапасов. Л.: Гидрометеоиздат, 1960. 172 с. — *Леонтьева Е. А.* Основные черты климата острова Врангеля и Чукотского побережья // Тр. АНИИ. 1937. Т. 86. Вып. 5. С.1—128. — *Мазинг В. В.* Структура растительного покрова полярных пустынь мыса Челюскин // Уч. зап. Тартуск. ун-та. 1982. № 590. С. 3—21. — *Разживин В. Ю.* Анализ нивального флороценотического комплекса Чукотской тундры // Бот. журн. 1984. Т. 69. № 8. С. 1001—1010. — *Ракита С. А., Павлов Г. Ф.* Оценка снегозаносимости на Северо-Востоке СССР // Тр. Сев.-Вост. компл. НИИ. Магадан, 1963. Вып. 2. С. 3—42. — *Раменский Л. Г.* Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. М.: Сельхозгиз, 1938. 620 с. — *Скрыльник Г. П.* Климат и рельеф острова Врангеля // Климатическая геоморфология Дальнего Востока. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1976. С. 20—43. — *Снег.* Справочник. Л.: Гидрометеоиздат, 1986. 752 с. — *Сочава В. Б.* Растительные ассоциации Анабарской тундры // Бот. журн. 1934. Т. 19. № 3. С. 264—304. — *Тихомиров Б. А.* Значение

мохового покрова в жизни растений Крайнего Севера // Бот. журн. 1952. Т. 37. № 5. С. 629—638. — *Тихомиров Б. А.* Некоторые особенности снежного покрова тундры и его влияние на существование растительности // Снег и талые воды. М.: Изд-во АН СССР, 1956. С. 206—239. — *Толмачев А. И.* О некоторых закономерностях распределения растительных сообществ в Арктике // Бот. журн. 1939. Т. 24. № 5-6. С. 504—517. — *Холод С. С.* Типы неоднородности растительного покрова южной части о. Врангеля в связи с пятнообразованием // Тр. I Молодежн. конф. ботаников г. Ленинграда. Деп. ВИНИТИ АН СССР. М., 1986. № 6847а-В. Ч. 2. С. 44—61. — *Юрцев Б. А.* Плакорные арктические тундры острова Врангеля (окрестности бухты Сомнительной) // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 3. С. 298—313. — *Pruitt W. O., Jr.* Some ecological aspects of snow // Ecology of the subarctic regions. Proc. of the Helsinki symp. UNESCO. Ser. Ecology and conservation. 1. Paris: UNESCO, 1970. P. 83—99.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 21 VII 1992

SUMMARY

There is a close correlation between the typological composition of the vegetation of the southern part of Wrangel Island and the basic parameters of the snow cover — its thickness and density. The degree of variation in the snow thickness and density determines the type of the entopium and combination of vegetation syntaxa. Each syntaxon is characterized by its own amplitude of variation of the snow cover parameters, designated as the chiono-ecological area. Seven types of the entopia and corresponding groups of chiono-ecological areas have been distinguished, achionic, oligochionic with the weakly condensed snow, oligochionic with the dense snow, mesochionic with the weakly condensed snow, mesochionic with the dense snow, mesomacrochionic and macromegachionic. The closest correlation between the amount of the snow and the vegetation parameters, in particular, the intracoenotic heterogeneity and cover closeness is observed, when the thickness of the snow is 0—30 cm and the snow density is 0.35—0.45 g/cm^3.

УДК 581.524.3

А. М. Невидомов, Т. Д. Логинова

КСЕРОФИТИЗАЦИЯ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА СЕВЕРНОЙ ЧАСТИ ВОЛГО-АХТУБИНСКОЙ ПОЙМЫ В СВЯЗИ С ЗАРЕГУЛИРОВАНИЕМ РЕЧНОГО СТОКА

A. M. NEVIDOMOV, T. D. LOGINOVA. XEROPHYTIZATION OF THE PLANT COVER OF THE NORTHERN PART OF THE VOLGA-ACHTUBA FLOODPLANE DUE TO THE REGULATION OF THE RIVER OUTLET

Зарегулирование стока Волги на огромном протяжении ее бассейна, нарушившее естественный экологический баланс азональных условий Волго-Ахтубинской поймы, повлекло за собой интенсивные процессы рудерализации и ксерофитизации ее растительного покрова. Причем, как показали результаты наших геоботанических исследований, ксерофитизация растительного покрова в Волго-Ахтубинской пойме явно сопряжена с мощностью корнеобитаемого плодородного слоя и степенью дренированности почво-грунтов. Чем меньше мощность плодородного суглинистого слоя и соответственно меньше водоудерживающая способность почв, тем выше степень ксерофитизации растительного покрова. Для субклимаксовой лесной формации дубовых лесов Волго-Ахтубы типы леса можно расположить в следующем порядке по нарастанию ксерофитизации: ландышевые, ежевично-черноколосоосоковые, кирказоново-черноколосоосоковые, черноколосоосоковые, коноплевые.

Значение лесов для степной и полупустынной Волгоградской обл. велико, хотя они занимают всего 4% ее обширной территории (114.1 тыс. км^2), причем половина этих лесов посажена человеком (Калашников, 1986).

Северная часть Волго-Ахтубинской поймы — самый большой древесный оазис Волгоградской обл. В геоморфологическом отношении пойма отличается от вышележащих отрезков Волжской долины своей шириной, достигающей нескольких десятков километров в поперечнике. Пойма покрыта густой сетью рукавов, проток, ериков и стариц, что придает ей черты, свойственные дельтовым участкам рек (Природа..., 1962).

До строительства гидроэлектростанций на Волге в Волго-Ахтубинской долине существовал в основном азональный естественный комплекс природных условий со значительным дополнительным увлажнением территории полыми водами. До зарегулирования стока паводки в низовьях Волги продолжались до августа и растительность поймы получала дополнительную влагу в течение почти всего периода вегетации (Шульга, 1986). В результате этого мощного гидрологического фактора в пойменных условиях Волго-Ахтубы, расположенной на территории сухостепной, полупустынной и пустынной зон, естественно-исторически сложился азональный комплекс луговых и лесных формаций.

Ассоциации дубовых лесов Волго-Ахтубинской поймы всегда отличались разнообразием. Они занимают северную часть поймы до широты с. Каменного Яра Астраханской обл. (Фурсаев, 1934, 1954; Растительность..., 1980). В результате исследований (Невидомов, 1989, 1990, 1991) нам удалось уточнить пределы естественного распространения дубрав вниз по Волге и соответственно указать юго-восточную границу ареала *Quercus robur* L. в районе Волго-Ахтубы. Эта граница проходит по линии с. Ступино Черноярского р-на (правый берег Волги,

25 км ниже с. Каменный Яр)—хутор Дуюнов Ахтубинского р-на Астраханской обл. (левый берег Волги, урочище Корчавинское).

Основные работы по геоботаническому изучению дубрав выполнены до зарегулирования стока Волги, и «прогноз усыхания части лесов Волго-Ахтубинской поймы после создания Волгоградского водохранилища (Фурсаев, 1955) не был освещен в специальной литературе и остался незамеченным лесопроектными организациями» (Шульга, Кулешов, 1983 : 7). В настоящее время гидрологический режим Волго-Ахтубинской поймы резко изменился. Это изменение, как отмечается многими исследователями (Шульга, Кулешов, 1983; Шульга, 1984, 1986; Артемова, Сажин, 1986; и др.), обусловлено антропогенным и техногенным вмешательством в природные явления. Хозяйственная деятельность человека в Нижнем Поволжье получила колоссальное развитие за последние 30 лет. За это время на Волге создан каскад водохранилищ, значительно большее количество воды стало расходоваться на нужды промышленности и на орошение сельскохозяйственных полей, больших размеров достигло обвалование пойменных территорий в хозяйственных целях. С момента строительства Волжской, а затем Куйбышевской ГЭС паводковый сток низовий Волги практически полностью зарегулирован. «Зарегулирование низовий Волги заключается в перераспределении весенне-летнего паводка (снижение вдвое интенсивности и продолжительности), увеличении (вдвое) зимнего расхода Волги, вызывающего зимние паводки, а также в обваловании большей части дубрав, полностью исключившем мелиорирующий эффект паводков» (Шульга и др., 1986 : 26). В последние маловодные годы после зарегулирования стока меженный уровень грунтовых вод под гривами, занятыми дубравами, снизился до 5—6 м (Шульга, Кулешов, 1983) и дополнительное увлажнение грунтовыми водами корнеобитаемого слоя происходит в дубравах только в начале вегетационного периода. В итоге началось массовое усыхание дубрав Волго-Ахтубинской поймы (Шульга, Кулешов, 1983). Естественно ожидать, что этот негативный процесс будет влиять и на травяно-кустарничковый ярус пойменных дубрав как неотъемлемый компонент лесного биогеоценоза, отражающий все происходящие в нем изменения и служащий индикатором лесорастительных условий.

Наши геоботанические исследования проводились в лесах северной части Волго-Ахтубинской поймы на территории от г. Волгограда до границы естественного распространения дубрав, указанной нами выше, в 1986—1988 и 1991 г. по общепринятой методике (Полевая геоботаника, 1959—1976; Сукачев, Зонн, 1961; Лесотаксационный справочник, 1980) с учетом новых лесорастительных условий Волго-Ахтубы, сложившихся в результате зарегулирования стока Волги на огромном протяжении ее бассейна (Шульга, 1984, 1986), а также с применением ряда положений географо-генетической классификации типов леса Б. А. Ивашкевича—Б. П. Колесникова (Ивашкевич, 1933; Колесников, 1956, 1974).

По классификации лесорастительных условий пойм аридной зоны с зарегулированным паводковым стоком (Шульга, 1984, 1986), незасоленные разности почв достаточной влагоемкости, подстилаемые песком с глубины более 2 м, остаются лесопригодными в сложившихся гидрологических условиях, исключающих дополнительное увлажнение. Почвы с недостаточной водоудерживающей способностью, подстилаемые песком с глубины 0.5—1 (1.5) м, в настоящее время при зарегулированном стоке нелесопригодны.

В соответствии с программой и методикой наших исследований нами были обследованы основные типы дубовых лесов, которые можно расположить следующим образом по нарастанию ксерофитизации: ландышевые, ежевично-черноколосоосоковые, кирказоново-черноколосоосоковые, черноколосоосоковые, коноплевые. Причем ксерофитизация растительного покрова явно сопряжена с мощностью плодородного корнеобитаемого слоя и степенью дренированности почво-грунтов. Чем меньше мощность плодородного суглинистого слоя и соответственно меньше водоудерживающая способность почв, тем выше степень ксерофитизации

растительного покрова. На мощных тяжелых, ранее наиболее плодородных пойменных почвах, где ежегодная промывка почв в половодья сменилась их подпитыванием минерализованными грунтовыми водами, происходит интенсивное засоление. Это было показано в ряде работ Лаборатории выращивания защитных насаждений в поймах ВНИАЛМИ (Шульга, 1986; Шульга и др., 1986; и др.). В. В. Азовцев (1986) показывает, в частности, зависимость засоления почв от их водопроницаемости: все пойменные почвы с высокой степенью водопроницаемости не засолены или засоление в них имеет только периодически сезонный характер; на засоленных почвенных разностях водопроницаемость с поверхности неудовлетворительная, что полностью исключает их промывку. На засоленных почвах происходит деградация лесных фитоценозов, наблюдаются усыхание древостоев и рудерализация травяно-кустарничкового яруса. Интенсивное засоление ранее наиболее плодородных мощных, тяжелых, часто с наличием слитых слоев аллювиальных почв Волго-Ахтубы является худшим экологическим последствием зарегулирования стока Волги. Поэтому деградация лесных фитоценозов на засоленных почвенных разностях — особый вопрос, которому мы намерены посвятить специальную статью.

Наименее ксерофитизированным является дубняк ландышевый (Quercetum convallariosum), располагающийся на невысоких гривах и повышенных выровненных участках пологогривистой поймы. Этот тип леса локализуется на хорошо дренированных, очень мощных почвах, обладающих большой водоудерживающей способностью, поэтому его в меньшей мере коснулись процессы ксерофитизации. Ландыш майский — прекрасный растительный индикатор богатых почв и соответственно оптимальных лесорастительных условий. Будучи сциофитом, он произрастает только в высокополнотных древостоях хорошего состояния и индицирует богатые почвы не только по прямой связи как мегатроф, но также и по обратной связи — через состояние древостоя (ведь должная степень затенения — необходимое условие существования ландыша). Дубняки ландышевые характеризуются высокими таксационными показателями (табл. 1). Им всегда присущ густой или средней густоты подлесок, состоящий, как правило, из *Rhamnus cathartica* L., *Acer tataricum* L. Травяно-кустарничковый ярус характеризуется явным доминированием ландыша (*Convallaria majalis* L.) 25—30 см выс. с обилием cop_3 по шкале Друде (табл. 2). На территории северной части Волго-Ахтубинской поймы проходит юго-восточная граница ареала *Convallaria majalis* L. По нашим данным, крайние точки естественного произрастания ландыша майского находятся: на правом берегу Волги в кв. 41, выделе 1 Каменноярского лесничества Черноярского мехлесхоза (окр. с. Вязовка); на левом берегу Волги в кв. 31, выделе 42 Капустиноярского лесничества Ахтубинского мехлесхоза Астраханской обл. (окр. хутора Корочин).

Процессы ксерофитизации, охватившие Волго-Ахтубинскую долину после зарегулирования стока Волги, настолько интенсивны, что проявляются даже в самых оптимальных лесорастительных условиях произрастания дубрав — в дубняке ландышевом. Во все фитоценозы этого типа леса проник степной вид осоки *Carex melanostachya* Bieb. ex Willd., широко распространенный по сухим и полупустынным степям Волгоградской обл., ранее в пойменных дубняках не произраставший.

Этот же вид осоки получил массовое развитие и в дубравах на сравнительно низких участках пологогривистой поймы, для которых ранее в литературных данных (Киреев, 1969; Растительность..., 1980) указывались ежевичные дубняки. Поэтому в современных условиях целесообразно и более правильно говорить о дубняках ежевично-черноколосоосоковых (Quercetum caesioso-caricosum), нигде ранее в литературе не описанных. На основании проведенных нами исследований приводим геоботаническую характеристику ежевично-черноколосоосоковых дубрав, которые при зарегулированном стоке пришли на смену ежевичным дубнякам (табл. 1, 3). Подлесок средней густоты с преобладанием *Rhamnus cathartica* L.

ТАБЛИЦА 1

Лесотаксационные характеристики типов дубовых лесов

Тип леса	№ ПП	Состав древостоя	Возраст, лет	Средняя высота, м	Бонитет	Полнота древостоя
		Вологодская обл.				
Дубняк ландышевый	3	10Д	40	18	II	0.9
	31	10Д	55	20	II	0.8
	50	10Д	50	17	III	0.8
Дубняк ежевично-черноколосоосоковый	1	10Д, ед. В	40	15	III	0.8
	2	10Д	40	13	III	0.7
Дубняк кирказоново-черноколосоосоковый	7	10Д	70	18	III	0.7
Дубняк коноплевый	36	10Д	40	12	IV	0.6
	42	10Д	50	14	IV	0.7
	41	10Д	35	11	IV	0.7
	53	10Д	60	18	III	0.6
	55	10Д	60	19	III	0.7
		Астраханская обл.				
Дубняк ежевично-черноколосоосоковый	75	10Д	65	22	III	0.6
Дубняк коноплевый	68	10Д	55	16	III	0.6

Примечание. ПП — пробная площадь; Д — дуб черешчатый, В — вяз. Местонахождения пробных площадей: ПП 3 — Лещевское лесничество, кв. 111, выдел 15; ПП 31 — Среднеахтубинское лесничество, кв. 11, выдел 9; ПП 50 — Среднеахтубинское лесничество, кв. 13, выдел 1; ПП 1 — Среднеахтубинское лесничество, кв. 57, выдел 22; ПП 2 — Среднеахтубинское лесничество, кв. 57, выдел 18; ПП 75 — Капустиноярское лесничество, кв. 11, выдел 26; ПП 7 — Лещевское лесничество, кв. 97, выдел 39; ПП 36 — Среднеахтубинское лесничество, кв. 57, выдел 15; ПП 41 — Среднеахтубинское лесничество, кв. 12, выдел 1; ПП 42 — Среднеахтубинское лесничество, кв. 14, выдел 3; ПП 53 — Кузмичевское лесничество, кв. 32, выдел 7; ПП 55 — Кузмичевское лесничество, кв. 21, выдел 5; ПП 68 — Солодниковское лесничество, кв. 37, выдел 1.

Сравнительно высокие для Волго-Ахтубы бонитет и полнота (табл. 1) объясняются благоприятными лесорастительными условиями, так как дубняки ежевично-черноколосоосоковые располагаются на хорошо дренированных аллювиальных дерновых насыщенных почвах с достаточной мощностью корнеобитаемого слоя (более 2 м). Однако корнеобитаемая толща здесь в среднем несколько меньше, чем в почвах ландышевых дубрав, подстилаемых песком зачастую с глубины более 3 м. Поэтому процессы ксерофитизации фитоценоза здесь выражены сильнее. Травяно-кустарничковый ярус в дубняке ежевично-черноколосоосоковом имеет в своем составе, помимо инвазии *Carex melanostachya,* такие типично степные виды, как *Artemisia austriaca* Jacq., *A. lerchiana* Web. ex Stechm., *Aster amelloides* Bess., *Linaria genistifolia* (L.) Mill. (табл. 3). Отмечается интенсивное развитие ряда сорных видов: *Lactuca tatarica* (L.) C. A. Mey. с обилием cop_1, а также *Cardıus crispus* L., *Cirsium arvense* (L.) Scop., *Cichorium inthybus* L., *Erysimum cheiranthoides* L., *Leonurus quinquelobatus* Gilib., *Medicago sativa* L.

Изменение видового состава травяно-кустарничкового яруса за счет типично степных растений можно считать признаком процесса ксерофитизации, а распространение сорных видов — признаком деградации фитоценоза. По всей видимости, дубняк ежевично-черноколосоосоковый представляет собой тип леса, возникший в результате процесса ксерофитизации дубняка ежевичного.

По литературным данным (Яковлев, 1946; Киреев, 1967; Пойменные леса, 1971; Растительность..., 1980), в северной части Волго-Ахтубинской поймы на несколько более высоком уровне, чем ежевичные дубравы, располагались дубняки, в травяно-кустарничковом ярусе которых господствовал вид *Urtica dioica* L. В связи с резким и быстрым изменением гидрологических условий в пойме, вызванным зарегулированием стока, сокращением его паводковой составляющей и падением уровня грунтовых вод, этот вид, являясь гигрофитом, ушел со второй

ТАБЛИЦА 2

Характеристика травяно-кустарничкового яруса в дубняках ландышевых

Виды растений	Обилие по Друде на ПП		
	3	31	50
Agrimonia pilosa Ledeb.	sp-sol	sol	—
Aristolochia clematitis L.	sol	sol	—
Artemisia vulgaris L.	—	sol	—
Asparagus officinalis L.	—	sol	—
Carex melanostachya Bieb. ex Willd.	cop_2	sp	—
Chaiturus marrubiastrum (L.) Reichenb.	—	sol	—
Chelidonium majus L.	sol	sp	sol
Cirsium arvense (L.) Scop.	—	sol	—
Convallaria majalis L.	cop_3	cop_3	cop_3
Eryngium planum L.	—	sol	—
Erysimum cheiranthoides L.	—	sol	—
Geum urbanum L.	—	sp	—
Lactuca serriola L.	—	sol	—
Medicago sativa L.	—	sol	—
Phlomis tuberosa L.	—	—	sol
Rubus caesius L.	—	sp	—
Scrophularia nodosa L.	sol	—	—
Solanum dulcamara L.	—	—	sol
Vicia sepium L.	sol	sol	—

Примечание. Фитоценоз, исследованный нами на ПП 50, характеризуется, кроме того, тем, что в нем развивается столь редкая в антропогенно нарушенных лесах Волго-Ахтубы внеярусная растительность (лианы) — очень густой подлесок (*Acer tataricum* L., *Rhamnus cathartica* L., *Morus nigra* L., *Ulmus glabra*) сомкнутостью от 0.9 до 1.0 и некоторые стволы дуба, обильно перевитые хмелем вьющимся (*Humulus lupulus* L.). Высокая экологическая устойчивость данной территории (даже в условиях большой антропогенной, в частности рекреационной, нагрузки) обусловлена тем, что она локализована на очень мощных почвах: при бурении до глубины 4 м обнаружено, что песчаные слои отсутствуют, следовательно, мощность ризосферы (педосферы, т. е. достаточно влагоемкой плодородной корнеобитаемой толщи) более 4 м!

высотной экологической ступени дубрав, а на месте кирказоново-крапивных дубняков в настоящее время сформировались кирказоново-черноколосоосоковые дубняки (Quercetum arictolochioso-caricosum).

Краткая таксационная характеристика древостоя этого типа леса приведена в табл. 1. Подлесок здесь очень редкий: вяз (*Ulmus glabra* Huds.), sp, $H = 1.0$ м; боярышник сомнительный (*Crataegus ambigua* C. A. Mey. ex A. Beck.), sol, $H = 1.5$ м; терн (*Prunus spinosa* L.), sol, $H = 1.0$ м. Характеристика травяно-кустарничкового яруса приведена в табл. 4. Так же как из характеристик предыдущего типа леса, из нее явствуют признаки процессов деградации и ксерофитизации.

Однако, хотя дубняки ежевично-черноколосоосоковые и кирказоново-черноколосоосоковые подверглись при новом гидрологическом режиме некоторой ксерофитизации, они унаследовали все основные качественные черты исходных типов (ежевичного и кирказоново-крапивного) и сохраняют достаточную устойчивость в новых лесорастительных условиях, так как локализованы на хорошо дренированных почвах достаточной влагоемкости (мощность корнеобитаемой толщи более 2 м). В них сохраняется подлесок (хотя иногда и редкий) как необходимый компонент устойчивого лесного фитоценоза пойменной дубравы. Таким образом, основываясь на принципах географо-генетической классификации типов леса Ивашкевича—Колесникова, эти типы леса вместе с ландышевыми дубняками целесообразно объединить в группу типов леса «дубняки кустарниково-травяные», так как они сохраняют существенные черты природного эколого-генетического ряда развития лесной формации дубовых лесов (геоморфологический комплекс типов леса пойменных дубняков) и при зарегулированном стоке.

Наибольшей ксерофитизации подверглись естественные дубняки на мелких почвах, подстилаемых песком с глубины 0.5—1 (1.5) м, вследствие недостаточной водоудерживающей способности этих почв. Согласно классификации лесо-

ТАБЛИЦА 3

Характеристика травяно-кустарничкового яруса в дубняках ежевично-черноколосоосоковых

Виды растений	Обилие по Друде на ПП		
	1	2	75
Achillea millefolium L.	sol	sp	—
Agrimonia pilosa Ledeb.	sp	sp	—
Arctium lappa L.	sol	sp	—
Aristolochia clematitis L.	cop_1	sp	—
Artemisia austriaca Jacq.	sol	sp	—
A. lerchiana Web. ex Stechm.	sol	sol	—
Asparagus officinalis L.	sol	sol	sol
Bromopsis inermis (Leys.) Holub.	—	—	sol
Calamagrostis epigeios (L.) Roth	sol	—	—
Cannabis ruderalis Janisch.	—	sp-sol	—
Carduus crispus L.	sol	sp-sol	—
Carex melanostachya Bieb. ex Willd.	cop_3	cop_3	cop_3
Chaiturus marrubiastrum (L.) Reichenb.	sol	sol	—
Chenopodium album L.	—	sp-sol	sol
Cichorium inthybus L.	sol	sol	—
Convallaria majalis L.	sol	—	—
Convolvulus arvensis L.	—	—	sol
Elytrigia repens (L.) Nevski	sp	sp	—
Eryngium planum L.	sol	sp-sol	sol
Erysimum cheiranthoides L.	sol	—	—
Euphorbia waldsteinii (Soják) Czer.	sol	—	—
Galium verum L.	sol	sp-sol	sol
Glechoma hederacea L.	—	—	sol
Glycyrrhiza echinata L.	sol	—	—
G. glabra L.	—	—	sol
Lactuca tatarica (L.) C. A. Mey.	cop_1	sp	sp
Leonurus quinquelobatus Gilib.	sol	—	—
Linaria genistifolia (L.) Mill.	sol	—	—
Lithospermum officinale L.	—	sol	—
Lycopus exaltatus L. fil.	sol	sol	—
Lythrum virgatum L.	sol	—	—
Medicago sativa L.	sol	sol	—
Melandrium album (Mill.) Garcke	sol	sol	—
Poa angustifolia L.	sp	sp	—
P. nemoralis L.	sp	sp-sol	—
Rubus caesius L.	cop_2	cop_1-sp	cop_1
Scrophularia nodosa L.	sol	—	—
Sonchus arvensis L.	sol	sp-sol	sp
Taraxacum officinale Wigg.	—	sol	—
Tragopogon dubius Scop.	—	sol	—
Vicia sepium L.	sp	sp	sol
Xanthium strumarium L.	—	—	sol

растительных условий пойм аридной зоны с зарегулированным паводковым стоком (Шульга, 1984, 1986), эти почвы отнесены в разряд нелесопригодных. Если раньше усыхание лесов на маломощных пойменных почвах происходило только в отдельные засушливые и маловодные периоды гидрологического цикла Волги (Лагерев, 1939), то после зарегулирования стока недостаточная водоудерживающая способность мелких почв как лимитирующий экологический фактор стала проявляться практически ежегодно (Шульга, 1986). Дубняки на этих почвах деградируют, поскольку утратили экологическую устойчивость; демутационные процессы лесных фитоценозов на маломощных почвах в условиях изменившегося гидрологического режима поймы нам наблюдать не приходилось. За время, прошедшее с 1961 г. (т. е. после зарегулирования стока), произошло усыхание около 40% лесных массивов Волго-Ахтубы (Брылев, 1976). Первое указание на коноплевые дубняки мы находим в книге А. Ф. Киреева (1967), но без подробного описания флористического состава ассоциации и анализа ее места в сукцессионном ряду. По нашим данным,

ТАБЛИЦА 4

Характеристика травяно-кустарничкового яруса в дубняке кирказоново-черноколосоосоковом

Виды растений	Обилие по Друде на ПП 7	Виды растений	Обилие по Друде на ПП 7
Agrimonia pilosa Ledeb.	sol	*Glycyrrhiza glabra* L.	sol
Aristolochia clematitis L.	cop_2	*Inula britannica* L.	sp
Artemisia austriaca Jacq.	sol	*Lactuca serriola* L.	sol
A. lerchiana Web. ex Stechm.	sol	*L. tatarica* (L.) C. A. Mey.	sol
Asparagus officinalis L.	sol	*Linaria genistifolia* (L.) Mill.	sol
Carex melanostachya Bieb. ex Willd.	cop_3	*Lithospermum officinale* L.	sol
Chaiturus marrubiastrum (L.) Reichenb.	sol	*Poa angustifolia* L..	sol
		P. nemoralis L	sol
Elytrigia repens (L.) Nevski	sol	*Rubus caesius* L.	sol
Erysimum cheiranthoides L.	sp	*Vicia cracca* L.	sol

ТАБЛИЦА 5

Характеристика травяно-кустарничкового яруса в дубняках коноплевых

Виды растений	Обилие по Друде на ПП					
	36	41	42	53	55	68
Achillea millefolium L.	sol	sol	sol	sol	—	—
Agrimonia pilosa Ledeb.	sol	—	sol	—	sol	sp
Aristolochia clematitis L.	sol	sp	sp	—	—	sol
Artemisia absinthium L.	—	sol	sp	—	sol	—
A. austriaca Jacq.	sol	sol	sol	sp	sp	sol
A. lerchiana Web. ex Stechm.	sol	sol	sol	sp	sp	sol
A. vulgaris L.	—	—	sol	—	—	—
Asparagus officinalis L.	sol	sol	sol	—	—	—
Bromopsis inermis (Leys.) Holub	sol	—	—	—	—	—
Camelina microcarpa Andrz..	—	sol	—	—	—	—
Cannabis ruderalis Janisch.	cop_3	cop_3	cop_3	cop_3	cop_3	cop_3
Carex melanostachya Bieb. ex Willd.	cop_2	cop_3	cop_3	cop_1	cop_3	cop_3
Chenopodium album L.	sol	cop_1	sp	cop_2	sp	sol
Cichorium inthybus L.	—	sol	sol	—	—	—
Consolida regalis S. F. Gray	—	sol	—	sol	—	—
Convolvulus arvensis L.	—	sol	—	—	—	sol
Descurainia sophia (L.) Webb. ex Prantl.	—	sol	—	—	—	—
Elytrigia repens (L.) Nevski	sp-sol	sol	sol	—	sol	—
Galium aparine L.	—	—	—	—	—	sol
G. verum L.	—	sol	—	—	—	—
Lactuca serriola L.	—	sp	sol	—	—	—
L. tatarica C. A. Mey.	sol-sp	—	sol	—	sol	—
Lappula patula (Lehm.) Menyhárth	—	sol	—	—	—	—
Leonurus quinquelobatus Gilib.	—	—	—	sol	sol	sol
Linaria genistifolia (L.) Mill.	—	—	—	—	—	sol
Lithospermum officinale L.	—	—	—	—	sol	sol
Medicago sativa L.	sol	sol	sol	sol	sol	—
Melandrium album (Mill.) Garcke	—	—	sol	—	—	—
Phlomis tuberosa L.	—	—	cop_1	sol-sp	sp	sp-cop_1
Poa angustifolia L.	—	sol	sp	cop_1	cop_1-sp	—
Polygonum patulum Bieb.	—	sp	sol	—	—	—
Rumex confertus Willd.	sol	—	—	—	—	—
Solanum dulcamara L.	sol	—	—	—	—	—
Sonchus arvensis L.	—	—	—	—	sol	—
Tragopogon orientalis L.	—	sol	sol	—	—	—
Xanthium strumarium L.	—	—	—	—	—	sol

тип леса «дубняк коноплевый», рассматриваемый с позиций географо-генетической типологии Ивашкевича—Колесникова как этап процесса динамики лесной растительности, это — лес, находящийся на стадиях угасания в пессимальных лесорастительных условиях маломощных почв при зарегулированном стоке и деградации в рудеральную и ксерофитную безлесную растительность. Таким образом, широкое распространение этого типа дубняка в условиях современной поймы свидетельствует о полной ксерофитизации и деградации значительной части ее территории.

Дубняки коноплевые характеризуются низкими таксационными показателями древостоев (табл. 1) и высокой степенью их суховершинности (достигающей местами до 100%). Возобновления древесных пород в них, как правило, не происходит. Подлесок редкий или вовсе отсутствует. Травяно-кустарничковый ярус в дубняках коноплевых практически полностью подвергся рудерализации и ксерофитизации (табл. 5).

Таким образом, если до зарегулирования стока Волги развитие лесной растительности Волго-Ахтубинской поймы можно было представить в виде природного эколого-генетического ряда, отмеченного в геоботанических работах (Фурсаев, 1934, 1954; Киреев, 1967, 1969; Растительность..., 1980), то после зарегулирования Волги наблюдается два производных дигрессивных ряда — ксерофитизации, нарастающей по мере уменьшения влагоемкости почв, и деградации лесных фитоценозов на мощных тяжелых (и потому маловодопроницаемых) засоленных почвах.

В заключение можно констатировать, что существенные черты природного эколого-генетического ряда развития дубняков как субклимаксовой формации сохраняются только в благоприятных лесорастительных условиях, т. е. на незасоленных почвах достаточной влагоемкости.

Выводы

Исследования, проведенные в дубравах Волго-Ахтубинской поймы, на участке от г. Волгограда вниз по Волге до границы естественного распространения *Quercus robur*, показали, что зарегулирование стока Волги, уменьшившее интенсивность и продолжительность дополнительного паводкового увлажнения, привело к процессам деградации и ксерофитизации лесных фитоценозов. В травяно-кустарничковом ярусе дубовых лесов северной части Волго-Ахтубинской поймы широкое развитие получили сорные однолетние и многолетние растения, особенно в условиях усыхания дубовых древостоев на мелких почвах, подстилаемых песком с глубины 0.5—1 (1.5) м. Процесс ксерофитизации сказался на исчезновении ежевичных и кирказоново-крапивных типов дубовых лесов и широком развитии на их месте соответственно ежевично-черноколосоосоковых и кирказоново-черноколосоосоковых дубняков. В травяном покрове лесных фитоценозов и на вырубках в значительном количестве появились типично степные виды полыни, жабник, многие ксерофитные злаки (костер растопыренный, мятлик луковичный, мортук восточный и др.).

Из-за очень высокой антропогенной нагрузки на пойменные экосистемы Волго-Ахтубы благонадежное естественное семенное возобновление наблюдается крайне редко. В большинстве типов леса (а именно в группе типов леса «дубняки кустарниково-травяные» идет более или менее благополучно естественное порослевое возобновление на вырубках. Но в результате прогрессирующего процесса усыхания природных лесов Волго-Ахтубинской поймы, особенно дубовых, значительно сокращаются возможности естественного порослевого возобновления. Уменьшается количество возобновляющихся пней. Поэтому перспективы формирования высокопродуктивных лесов в современных условиях Волго-Ахтубинской поймы заключаются прежде всего в создании лесных культурных насаждений на базе детального почвенного обследования с учетом сложившихся гидрологических условий. Считая травяной покров индикатором изменяющихся

лесорастительных условий, можно, анализируя его состав и обилие, судить о состоянии и тенденциях развития древостоев. За продолжающимися процессами деградации и ксерофитизации растительного покрова поймы следует установить наблюдения, так как необходимо знать, с какой интенсивностью эти процессы будут развиваться дальше и как они скажутся на состоянии естественных дубовых лесов, произрастающих в северной части Волго-Ахтубинской поймы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Азовцев В. В. Засоление и водопроницаемость почв Волго-Ахтубинской поймы // Бюл. Всесоюз. н.-иссл. ин-та агролесомелиорации. 1986. Вып. 2 (48). С. 17—20. — *Артемова В. В., Сажин А. Н.* Современные изменения гидрологических условий Волго-Ахтубинской поймы // Природа и хозяйственная деятельность в Нижнем Поволжье. Волгоград: Изд-во Волгоградск. гос. пед. ин-та им. А. С. Серафимовича, 1986. С. 46—53. — *Брылев В. А.* Опыт классификации антропогенных изменений природных условий некоторых районов Волго-Ахтубинской поймы // Антропогенные воздействия на природные комплексы и экосистемы. Волгоград: Изд-во Волгоградск. гос. пед. ин-та им. А. С. Серафимовича, 1976. С. 3—7. — *Ивашкевич Б. А.* Дальневосточные леса и их промышленная будущность. М.; Хабаровск: Гослестехиздат, 1933. 168 с. — *Калашников В. И.* Курсом на ускорение // Природа и человек. 1986. № 1. С. 2—7. — *Киреев А. Ф.* Родная природа. Волгоград: Нижне-Волжск. кн. изд-во, 1967. 272 с. — *Киреев А. Ф.* Ботанический очерк лесов Волго-Ахтубинской поймы // Вопросы ботаники и сельского хозяйства Нижнего Поволжья. Волгоград: Нижне-Волжск. кн. изд-во, 1969.С. 104—117. — *Колесников Б. П.* Кедровые леса Дальнего Востока // Тр. Дальневост. филиала АН СССР им. В. Л. Комарова. Сер. бот. Т. II (IV). М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956. 261 с. — *Колесников Б. П.* Генетический этап в лесной типологии и его задачи // Лесоведение. 1974. № 2. С. 3—20. — *Лагерев А. Г.* Усыхание пойменных лесов на юго-востоке // Лесное хозяйство. 1939. № 11. С. 40—43. — *Лесотаксационный* справочник (Грошев Б. И., Синицын С. Г., Мороз П. И., Сеперович И. П.). 2-е изд. М.: Лесная пром-ть, 1980. 288 с. — *Невидомов А. М.* Схема географо-генетической классификации типов леса северной части Волго-Ахтубинской поймы. Деп. в ВИНИТИ АН СССР. М., 1989. № 4971-В. 34 с. — *Невидомов А. М.* Фитоиндикация лесорастительных условий в Волго-Ахтубинской пойме // Лесное хозяйство. 1990. № 12. С. 18—20. — *Невидомов А. М.* К вопросу о типологии вырубок в северной части Волго-Ахтубинской поймы. Деп. в ВИНИТИ АН СССР. М., 1991. № 2334-В. 19 с. — *Пойменные* леса (Карлин В. Р., Трещевский И. В., Шаталов В. Г., Якимов И. В.). М.: Лесная пром-ть, 1971. 153 с. — *Полевая* геоботаника. Т. 1—5. Л.: Наука, 1959—1976. — *Природа* и сельское хозяйство Волго-Ахтубинской долины и дельты Волги. М.: Изд-во МГУ, 1962. 450 с. — *Растительность* европейской части СССР. Л.: Наука, 1980. 429 с. — *Сукачев В. Н., Зонн С. В.* Методические указания к изучению типов леса. М.: Изд-во АН СССР, 1961. 144 с. — *Фурсаев А. Д.* О географической зональности в распределении флоры и растительности поймы Нижней Волги // Уч. зап. Саратовск. гос. ун-та. 1934. Т. 11. Вып. 2. С. 3—20. — *Фурсаев А. Д.* Растительность Волго-Ахтубинской поймы и перспективы ее улучшения // Вопросы улучшения кормовой базы в степной, полупустынной и пустынной зонах СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954. С. 100—107. — *Шульга В. Д.* Классификация лесорастительных условий зарегулированных пойм аридной зоны // Бюл. Всесоюз. н.-иссл. ин-та агролесомелиорации. 1984. Вып. 1 (42). С. 64—70. — *Шульга В. Д.* Анализ новых лесорастительных условий пойм юго-востока ЕТС // Бюл. Всесоюз. н.-иссл. ин-та агролесомелиорации. 1986. Вып. 2 (48). С. 4—10. — *Шульга В. Д., Азовцев В. В., Максимов А. Н.* Засоление почв и состояние лесов в зарегулированных поймах юго-востока ЕТС // Бюл. Всесоюз. н.-иссл. ин-та агролесомелиорации. 1986. Вып. 1 (47). С. 26—33. — *Шульга В. Д., Кулешов С. И.* Причины усыхания пойменных лесов юго-востока ЕТС // Бюл. Всесоюз. н.-иссл. ин-та агролесомелиорации. 1983. Вып. 1 (40). С. 4—8. — *Яковлев Ф. С.* Классификация и основные закономерности распространения ольшаников и дубняков в поймах рек Дона и Нижней Волги // Науч. зап. Воронежск. лесотехн. ин-та. 1946. Т. IX. С. 40—55.

Нижегородский государственный
педагогический институт им. М. Горького
Волгоградский государственный
педагогический институт им. А. С. Серафимовича

Получено 17 IV 1991

SUMMARY

Regulation of the Volga outlet within its huge basin caused the appearance of disturbances in the natural ecological equilibrium of azonal conditions in the Volga-Achtuba foodplane and, as a consequence, has actuated the intensive processes of ruderalization and xerophytization of the plant cover. The results of geobotanic investigations presented here demonstrate that xerophytization of the Volga-Achtuba floodplane cover is closely connected with the thickness of the fertile layer of the soil as well as with the degree of soil-ground drainage. The less is the thickness of the fertile loam layer (and, respectively, the less is the water-holding ability of soils), the higher is the degree of plant cover xerophytization. According to the degree of ascending xerophytization, the forest type of the subclimax wood formation of the oak-forests in the Volga-Achtuba floodplane can be arranged in the following order: the may lily forests, the blackberry-bleakear-sedge forests, the Aristolochia-black ear-sedge forests, the black ear-sedge forests, the hemp forests.

СООБЩЕНИЯ

УДК 581.3 : 582.671.1

А. Н. Винтер

НЕКОТОРЫЕ АСПЕКТЫ РЕПРОДУКТИВНОЙ БИОЛОГИИ *HYDROSTEMMA LONGIFOLIUM* (*BARCLAYA LONGIFOLIA*) (*BARCLAYACEAE*)

A. N. WINTER. SOME ASPECTS OF THE REPRODUCTIVE BIOLOGY OF *HYDROSTEMMA LONGIFOLIUM* (*BARCLAYA LONGIFOLIA*) (*BARCLAYACEAE*)

Приведены данные о развитии пыльника и семяпочки, цветении и опылении. Описан генезис слоев стенки пыльника, развивающейся по основному типу. Тетраэдрические тетрады микроспор формируются по симультанному типу. Микроспоры некоторое время остаются объединенными в тетрадах, лишенных каллозной оболочки. Образование генеративной клетки происходит в одиночных микроспорах. Зрелое пыльцевое зерно 3-клеточное с одной дистальной опоясывающей бороздой. Спермии крупные, с хорошо выраженным слоем цитоплазмы. В зачаточном бугорке семяпочки выделены 3 зоны и прослежен их генезис. Сформированная семяпочка ортотропная, крассинуцеллятная с 2 интегументами эпидермального происхождения, эпистазой, гипостазой, халазой и коротким прямым нуцефуникулусом. Зародышевый мешок развивается из халазальной мегаспоры линейной триады в соответствии с Schisandra(= Oenothera)-типом. Обсужден вопрос о предполагаемой гидрофилии и клейстогамии.

Для понимания эволюции цветковых растений важны исследования примитивных таксонов. Поэтому несомненный интерес представляет большая группа водных растений, объединяемых под общим названием «нимфейные». Это группа близкородственных специализированных таксонов, обладающих большим набором анцестральных признаков, ярко выраженной гетеробатмией и признаками одно- и двудольных растений.

Данная работа посвящена исследованию некоторых аспектов репродуктивной биологии вида *Hydrostemma longifolium* (Wall.) Mabb.,[1] относящегося к монотипному сем. *Barclayaceae,* которое включает в себя один род и 3—4 вида, произрастающих в неглубоких пресных водоемах Юго-Восточной Азии (п-ов Индокитай, п-ов Малакка, о-в Калимантан).

Материал и методика исследования

Материал собран в течение 1984—1986 гг. в оранжереях Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР и Ленинградского государственного университета.

[1] N. Wallich в 1827 г. во время путешествия по Бирме описал род *Barclaya* с одним видом — *Barclaya longifolia* и поместил его в сем. *Nymphaeaceae* на основании морфологических признаков. В анатомо-морфологических работах авторы используют это название. Однако D. Mabberley (1982) обнаружил, что Wallich в июне 1827 г. предложил название *Hydrostemma linguiforme* Wall., а в декабре того же года переименовал вид в честь Robert Barclay в *Barclaya longifolia* Wall. Поэтому по правилам современной ботанической номенклатуры растение должно называться *Hydrostemma longifolium* (Wall.) Mabb. (Mabberley, 1982; Stone, 1982; Тахтаджян, 1987).

Бутоны и цветки фиксировали в смеси FAA с обязательным удалением воздуха и обрабатывали по общепринятой цитоэмбриологической методике (Паушева, 1974). Развитие структур изучали на продольных и поперечных срезах 8—12 мкм толщ. Препараты окрашивали в фуксинсернистой кислоте по Фельгену, гематоксилином по Гейденгайну, генциáн-виолетом по Ньютону с подкраской гематоксилином по Эрлиху, алциановым синим и оранжем «Ж» в гвоздичном масле. Готовность рыльцевой поверхности к опылению определяли с помощью 1%-го раствора перманганата калия (Robinson, 1924). Рисунки выполнены с помощью рисовального аппарата РА-7У на микроскопе марки «Ergaval».

Результаты исследования

Цветок *H. longifolium* (рис. 1) одиночный, обоеполый, эпигинный, с хорошо выраженной цветочной трубкой или торусом. У основания цветка 5 прицветных листьев. Гинецей состоит из 8—14 кондупликатных плодолистиков. S.Hu (1968) считает гинецей апокарпным, однако в данном исследовании подтверждается точка зрения E. Schneider (1978) о синкарпности гинецея. Боковыми поверхностями плодолистики срастаются между собой, а с дорсальной стороны — с окружающей их цветочной трубкой (срастание конгенитальное). В центральной части плодолистики не сливаются, отросток цветоложа отсутствует, вследствие этого остается полость, которая выстлана эпителием и во время цветения функционирует как рыльцевая поверхность.

Тычинки эпипетальные (прикрепленные к торусу), многочисленные, заложение их спиральное, развиваются в акропетальной последовательности. Дифференцированы на короткую тычиночную нить и пыльник. Небольшой стерильный дистальный отросток хорошо выражен. Тычиночные нити изогнуты внутрь цветка под разными углами. Пыльники сублатеральные, дорсивентрально уплощенные, 4-гнездные, вскрываются продольно. Тычинка снабжена одним неразветвленным проводящим пучком с кольчатыми трахеидами, который заканчивается в дистальном отростке. В цветке есть стаминодии, напоминающие по форме тычинки, но менее уплощенные и с более острым и изогнутым дистальным отростком. Между тычинками и стаминодиями M. Moseley (1958) выделяет одну промежуточную тычинку в качестве переходной формы. Между стаминодиями и лепестками промежуточных форм нет.

Развитие мужских эмбриональных структур

На ранних этапах развития тычинка представляет собой удлиненный меристематический бугорок. Дифференциация археспория происходит в субэпидермальном слое почти одновременно во всех тычинках, но его клетки выделяются слабо. В результате деления археоспориальной клетки образуются париетальная (наружу) и спорогенная (внутрь) клетки, а в дальнейшем — париетальный и спорогенный слои. Клетки париетального слоя делятся периклинально, образуя наружный и внутренний слои (рис. 2, *1*). Периклинальные деления в наружном слое приводят к образованию эндотеция и наружного среднего слоя, а во внутреннем — к образованию внутреннего среднего слоя и тапетума. Далее отдельные клетки средних слоев делятся периклинально, что приводит к возникновению 3-го среднего слоя (рис. 2, *2*, *3*). Следовательно, тип развития слоев стенки пыльника соответствует основному, согласно классификации G. Davis (1966).

Сформированная стенка пыльника представлена 5, реже 6 слоями: эпидермой, эндотецием, 2—3 средними слоями и нерегулярно 2-слойным тапетумом. Развитие слоев стенки пыльника можно охарактеризовать следующим образом.

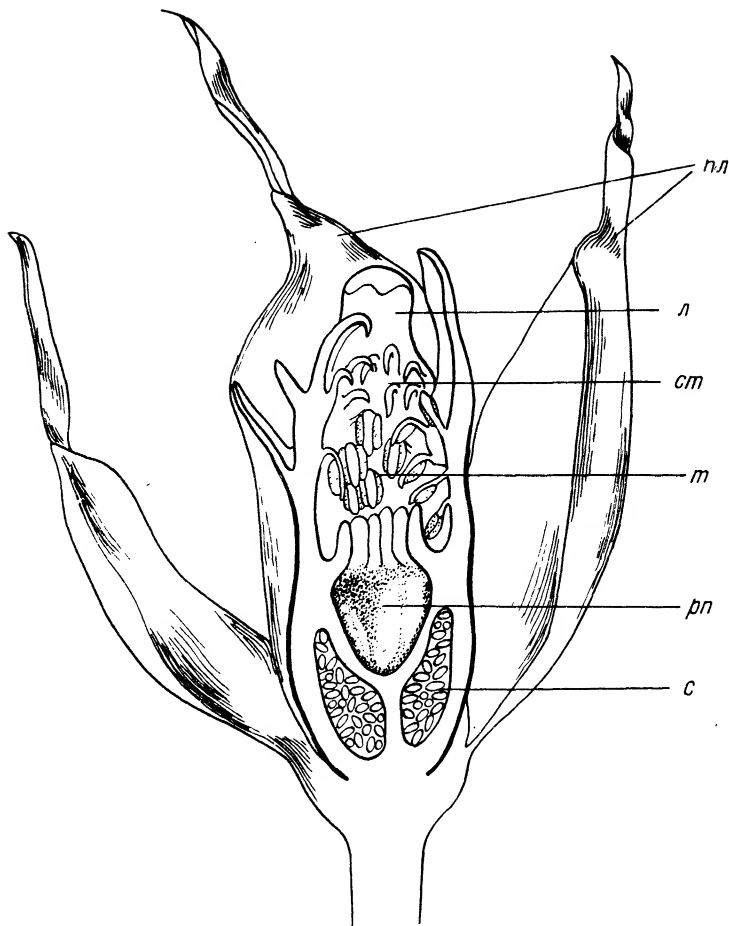


Рис. 1. Схема цветка *Hydrostemma longifolium* (продольный срез).
л — лепестки, *пл* — прицветные листья, *рп* — рыльцевая поверхность, *с* — семяпочки, *ст* — стаминодии, *т* — тычинки.

Эпидерма. Клетки этого слоя дифференцируются в меристематическом бугорке и подвергаются только антиклинальным делениям, которые заканчиваются во время профазы I мейоза в микроспороцитах. На ранних этапах развития клетки эпидермы густоплазменные и имеют прямоугольную форму. По мере созревания пыльника они увеличиваются в размерах, уплощаются в радиальном направлении и в их цитоплазме появляются вакуоли, которые затем объединяются в одну крупную, а ядро смещается из центрального положения в пристенное, располагаясь у внутренней тангентальной стенки (рис. 2, *4*). На стадии сформированной стенки пыльника в клетках эпидермы обнаруживается крахмал в виде очень мелких зерен, расположенных в основном вокруг ядра, а на поверхности клеток — тонкая кутикула. Клетки эпидермы долго остаются жизнеспособными, и при вскрывании пыльника в них есть ядро и пристенный слой цитоплазмы (рис. 2, *9*). Дегенерация наступает только после полного высыпания пыльцы из пыльника, когда начинают сминаться клетки эндотеция, слущивая при этом эпидерму.

Эндотеций. Он образуется в результате делений клеток наружного париетального слоя. На стадии сформированной стенки пыльника в его клетках

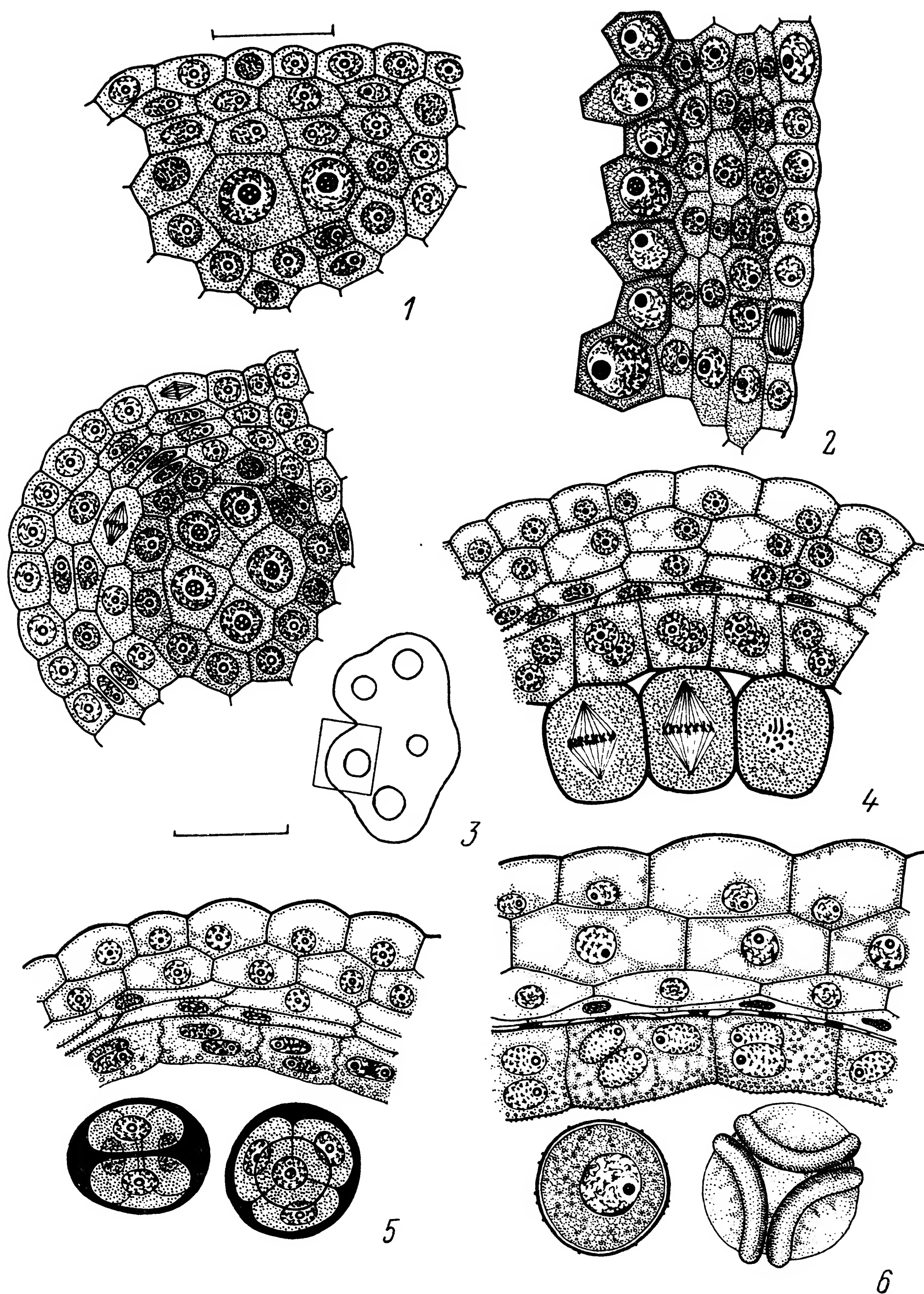


Рис. 2. Развитие пыльника у *Hydrostemma longifolium*.

1—4 — формирование стенки пыльника и спорогенной ткани; *5—9* — фрагменты стенки пыльника на стадиях: тетрады микроспор (*5*, *6*), 2-клеточных (*7*, *8*) и зрелых 3-клеточных (*9*) пыльцевых зерен. Масштабная линейка — 0.02 мм.

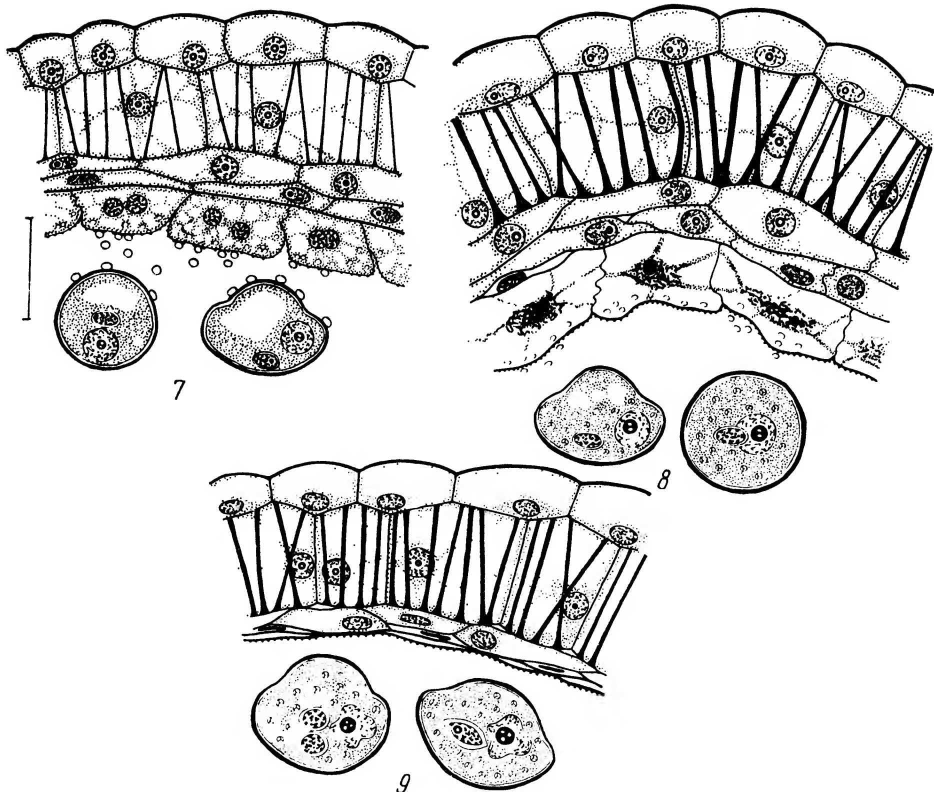


Рис. 2 (*продолжение*).

появляются мелкие вакуоли и обнаруживается крахмал. По мере созревания пыльника клетки эндотеция сильно увеличиваются в размерах. Вакуоли становятся крупнее, но не сливаются в одну (рис. 2, *4—9*). Фиброзные пояски появляются на стадии отделения генеративной клетки от оболочки пыльцевого зерна (рис 2, *7*). Подобные утолщения появляются и в прилегающих субэпидермальных клетках связника.

Средние слои. Эти слои являются производными наружного и внутреннего париетальных слоев. На ранних этапах развития их клетки морфологически однородны, в сформированной стенке пыльника в клетках средних слоев обнаруживается крахмал. Внутренний средний слой часто дегенерирует к окончанию митотических делений в спорогенных клетках, а 2 других, сильно сжатых слоя с ядрами неправильной формы сохраняются во вскрытом пыльнике (рис. 2, *4—9*).

Тапетум. Он является производным внутреннего париетального слоя. С окончанием митозов в спорогенной ткани и вступлением микроспороцитов в мейоз в клетках тапетума начинаются деления ядер без цитокинеза и они становятся 2-ядерными (рис. 2, *4*). На стадии образования синаптонемного комплекса в микроспороцитах радиальные и тангентальные (обращенные в полость гнезда пыльника) стенки клеток тапетума утолщаются и ярко окрашиваются алциановым синим, а в их цитоплазме появляются вакуоли (рис. 2, *4*). После формирования тетрады микроспор происходит замена пекто-целлюлозной оболочки клеток тапетума на тапетальную пленку с орбикулами (рис. 2, *6*). В полости клеток наблюдаются скопления липидных

капель (особенно у внутренней тангентальной стенки) и слегка окрашенных включений, очевидно, каротиноидной природы. Затем клетки тапетума становятся мелковакуолизированными и в них появляются глобулы полленкита, выделение которого в полость гнезда пыльника начинается на стадии вакуолизированных микроспор и усиливается к стадии 2-клеточного пыльцевого зерна (рис. 2, *7*). После образования 2-клеточного пыльцевого зерна начинается лизис клеток тапетума (рис. 2, *8*). В момент вскрывания пыльника тапетум представлен тапетальной пленкой с орбикулами (рис. 2, *9*). Следовательно, тапетум у *H. longifolium* можно охарактеризовать как гетероморфный, клеточный, секреторный с 2-ядерными клетками, развивающийся без реорганизации, согласно классификации О. П. Камелиной (1980).

Стенка зрелого пыльника представлена кутинизированной эпидермой, эндотецием с фиброзными поясками и остатками 1—2 средних слоев, к которым примыкает тапетальная пленка с орбикулами (рис. 2, *9*).

На стадии синаптонемного комплекса в микроспороцитах в клетках связника в большом количестве обнаруживается крахмал. Сначала он появляется в клетках, примыкающих к проводящему пучку, затем — во всех клетках, за исключением эпидермы. Крахмал исчезает из ткани связника только после полного высыпания пыльцы из пыльника.

Микроспорогенез и развитие пыльцевого зерна. Спорогенные клетки, производные археспория, претерпевают ряд митотических делений, приводящих к формированию 6—8 тяжей спорогенной ткани. Спорогенный комплекс сформирован плотно примыкающими друг к другу клетками с крупными ядрами и густой цитоплазмой. На стадии формирования синаптонемного комплекса в оболочках микроспороцитов появляется каллоза. Ее отложение начинается в оболочках микроспороцитов со стороны тапетума, а затем охватывает и их остальные части. Микроспороциты слегка округляются, и между ними появляются небольшие межклетники. Формирование тетрад микроспор происходит по симультанному типу. Тетрады преимущественно тетраэдрические. В одних пыльниках тетрады микроспор распадаются вскоре после образования, в других — микроспоры некоторое время остаются в тетрадах, лишенных каллозной оболочки (рис. 3, *1—9*). Первый митоз происходит вблизи оболочки проксимальной части пыльцевого зерна и заканчивается образованием небольшой генеративной клетки линзовидной формы и крупной вегетативной клетки. 2-клеточное пыльцевое зерно увеличивается в размерах, генеративная клетка приобретает веретеновидную форму, и в ней хорошо различаются ядро с ядрышком и небольшой слой цитоплазмы. Ядро вегетативной клетки молодого пыльцевого зерна имеет округлую форму и крупное ядрышко с множеством мелких вакуолей. По мере созревания пыльцевого зерна оно приобретает лопастную форму и слабо окрашивается ядерными красителями. В цитоплазме вегетативной клетки накапливается крахмал. Перед вскрыванием пыльника происходит деление генеративной клетки и образуется 2 крупных спермия с хорошо выраженным слоем цитоплазмы (рис. 3, *10—17*).

Зрелые пыльцевые зерна 3-клеточные, 1-бороздные, с опоясывающей дистальной бороздой и гладкой экзиной.

Вскрывание пыльника. Перед вскрыванием пыльника происходит разрушение клеток перегородки в теках, но гнезда пыльника попарно не сливаются из-за наличия неразрушенных тапетальных пленок в каждом гнезде. В момент вскрывания пыльника разрываются тапетальная пленка и клетки эпидермы. Пыльник вскрывается общей продольной щелью интрорзно—латрорзно (рис. 4, *1—3*).

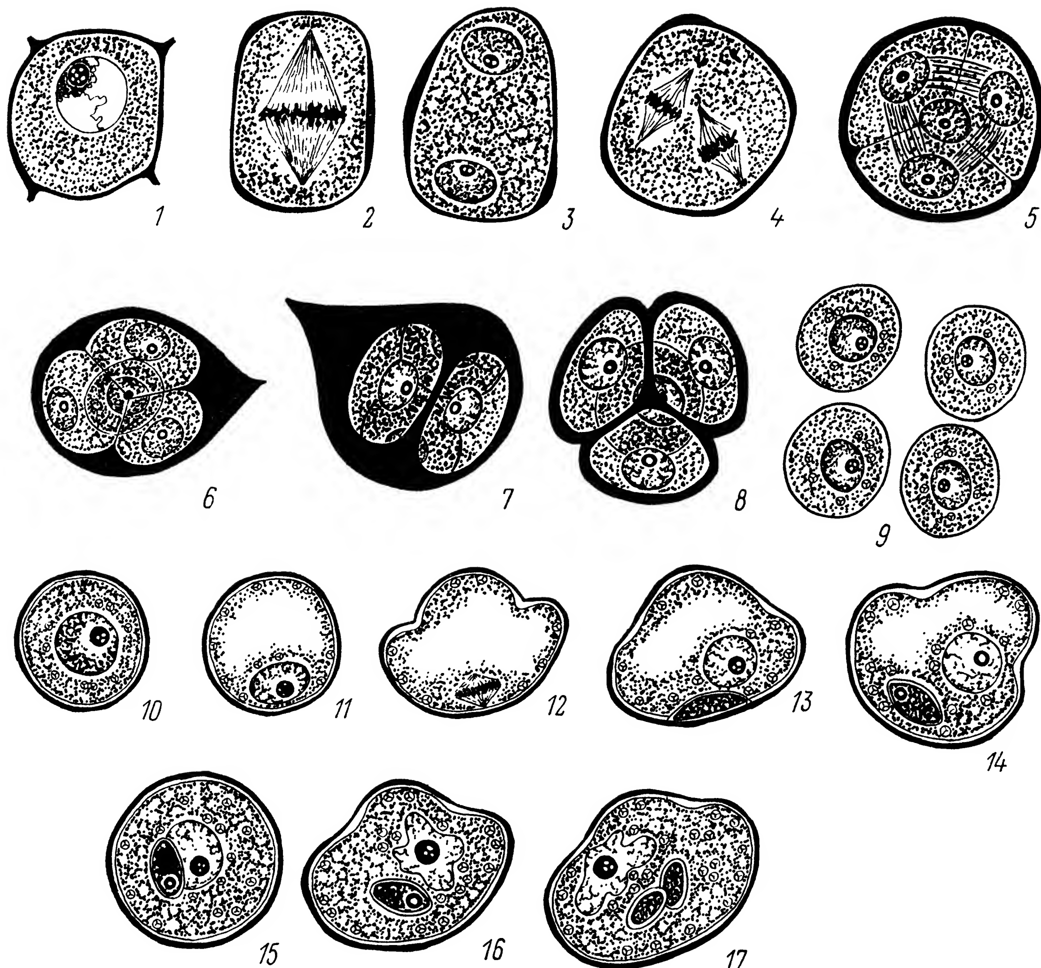


Рис. 3. Микроспорогенез и развитие пыльцевого зерна у *Hydrostemma longifolium*. Объяснения в тексте.

Развитие женских эмбриональных структур

Семяпочка. Многочисленные семяпочки возникают на плацентах диффузно в виде удлиненных меристематических бугорков, в которых выделяются эпидерма, субэпидермальный слой и плацентарная меристема, т. е. они являются 3-зонными (рис. 5, *1*, *2*). На ранних этапах развития клетки первых 2 зон делятся антиклинально, а клетки 3-й зоны — преимущественно периклинально. Периклинальные деления в клетках субэпидермы начинаются к моменту дифференциации археспория (рис. 5, *3*). Клетки 1-й зоны дают начало обоим интегументам. Клетки 2-й зоны, помимо археспория, формируют латеральные части нуцеллуса, гипостазы, собственно халазы и фуникулуса. Из клеток 3-й зоны образуются несколько тяжей центральной области нуцеллуса под археспорием (мегаспороцитом, зародышевым мешком), а также центральные области гипостазы, собственно халазы и фуникулуса.

В субэпидермальном слое бугорка семяпочки дифференцируются 1, редко 2 археспориальные клетки. После отделения париетальной клетки происходит за-

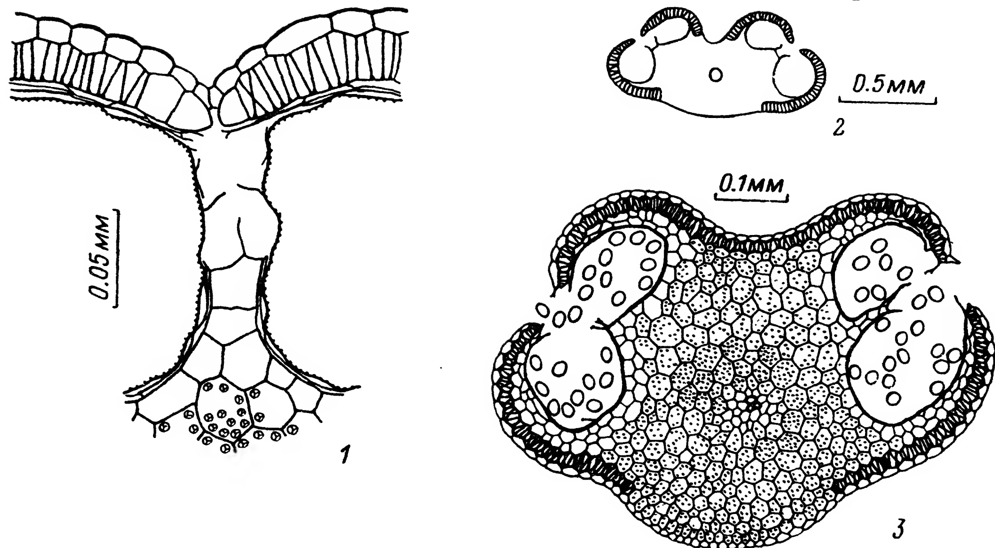


Рис. 4. Вскрывание пыльника у *Hydrostemma longifolium* (*1—3*).
Объяснения в тексте.

кладка сначала валика внутреннего (рис. 5, *4*), а затем валика наружного интегументов (рис. 5, *5*), рост которых происходит за счет делений эпидермальных клеток и их производных. С вступлением мегаспороцита в мейоз оба интегумента достигают верхушки нуцеллуса: внутренний интегумент — на начальных стадиях формирования синаптонемного комплекса, а наружный — на его заключительных стадиях (рис. 5, *6*).

В сформированной семяпочке оба интегумента 2-слойные в апикальной и латеральной частях и 3-, редко 4-слойные в базальной. Микропиле сформировано внутренним интегументом. Наружный интегумент длиннее внутреннего, но четкий экзостом не образуется (рис. 5, *7*). Апикальная часть внутренней эпидермы внутреннего интегумента после оплодотворения преобразуется в оперкулум.

Интенсивные деления клеток 2-й зоны и частично 3-й приводят к формированию массивного нуцеллуса, занимающего основной объем сформированной семяпочки. Париетальная клетка формирует 1—2 слоя париетальной ткани (рис. 5, *6*, *7*). Ее разрушение начинается перед первым митозом в зародышевом мешке, протекает очень быстро, и ко второму митозу она практически полностью дегенерирует (рис. 6, *5*).

После образования синаптонемного комплекса в мегаспороците периклинальные деления верхушки эпидермы нуцеллуса приводят к формированию 2—4-слойного нуцеллярного колпачка. Его внутренние тангентальные стенки и основания радиальных стенок утолщаются за счет отложения веществ полисахаридной природы (рис. 6, *3—5*).

Клетки нуцеллуса интенсивно делятся вплоть до окончания дифференциации элементов зародышевого мешка. На ранних этапах развития семяпочки они остаются 1-ядерными. С началом образования эндосперма и зародыша многие из них становятся 2-ядерными. В сформированной семяпочке клетки нуцеллуса уплощены в периферической части и почти изодиаметрические в центральной.

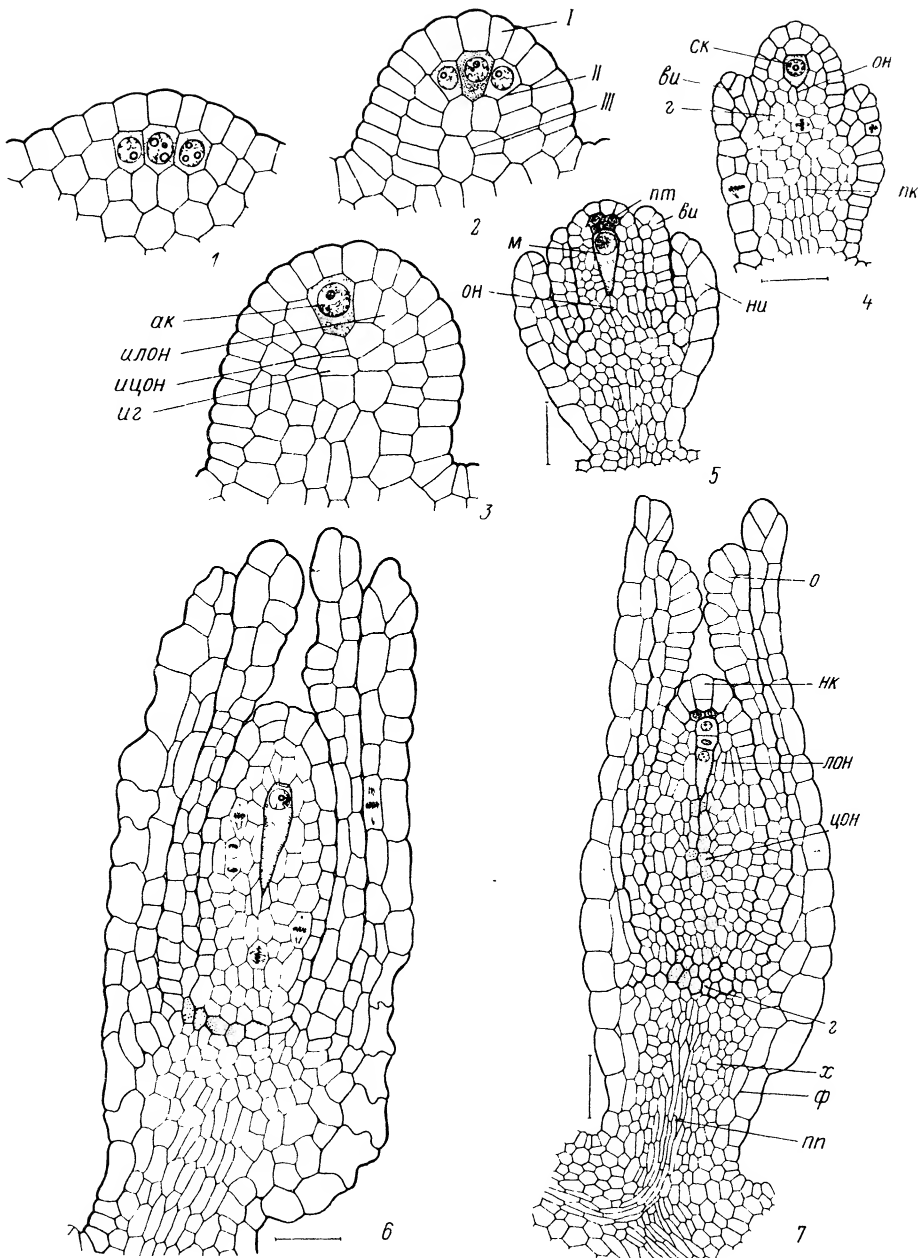
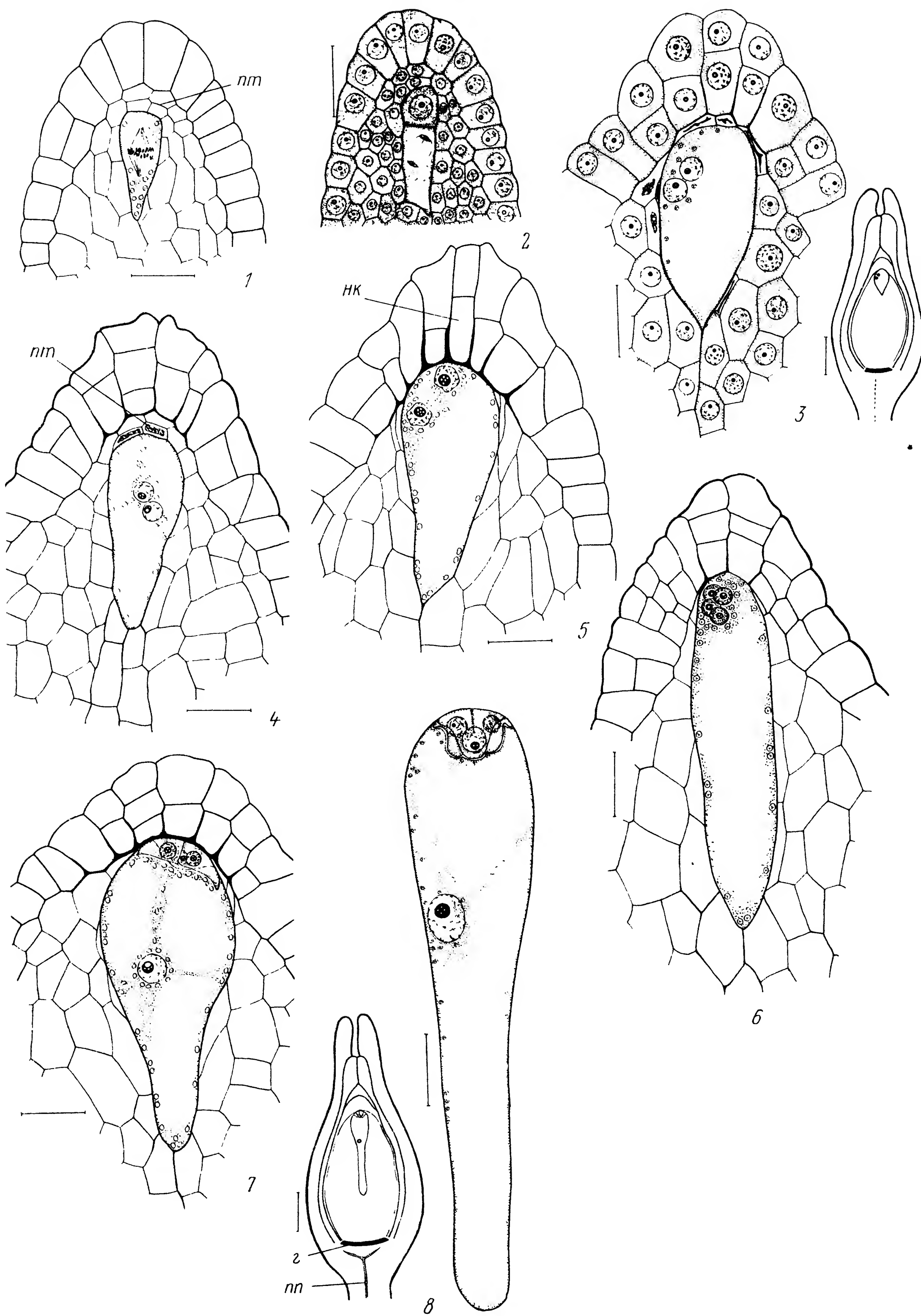


Рис. 5. Развитие семяпочки у *Hydrostemma longifolium*.

I—III — зоны бугорка семяпочки; *ак* — археспориальная клетка, *ви* — внутренний интегумент, *г* — гипостаза, *иг* — инициали гипостазы, *илон* — инициали латеральной области нуцеллуса, *ицон* — инициали центральной области нуцеллуса, *лон* — латеральная область нуцеллуса, *м* — мегаспороцит, *ни* — наружный интегумент, *нк* — нуцеллярный колпачок, *о* — оперкулум, *пк* — прокамбиальные клетки, *пп* — проводящий пучок, *пт* — париетальная ткань, *ск* — спорогенная клетка, *ф* — фуникулус, *х* — халаза, *цон* — центральная область нуцеллуса. Масштабные линейки: *4, 6* — 0.03; *5, 7* — 0.05 мм.


пт
1
2
3
НК
пт
4
5
6
7
г
пп
8

Дегенерация клеток нуцеллуса наблюдается только в непосредственной близости от зародышевого мешка. В процессе созревания семени клетки нуцеллуса преобразуются в запасающую ткань — перисперм. В основании нуцеллуса четко выявляется 2—3-слойная гипостаза, клетки которой заполняются таннинами в процессе созревания семени.

Фуникулус хорошо выражен. Проводящая система семяпочки представлена прямым коротким проводящим пучком с кольчатыми трахеидами. Он проходит через фуникулус и заканчивается в халазе под гипостазой, где образует небольшие, слабо выраженные ответвления, которые выявляются благодаря изогнутым трахеидам. В клетках, окружающих пучок, обнаруживается крахмал.

Таким образом, сформированную семяпочку *H. longifolium* можно охарактеризовать как ортотропную, крассинуцеллятную, с 2 интегументами, имеющую нуцеллярный колпачок, гипостазу, халазу и короткий прямой фуникулус с одним проводящим пучком, дающим слабо выраженные ответвления в халазальной части.

Мегаспорогенез и развитие зародышевого мешка. Мегаспороцит *H. longifolium* к моменту первого деления мейоза — крупная клетка с ядром в микропилярной части (рис. 6, *1*). В результате мейоза сначала формируется диада, халазальная клетка которой больше микропилярной, затем — линейная триада. Изучение большого количества зародышевых мешков на 2-ядерной стадии показало, что ядра не расходятся к полюсам, а перемещаются в микропилярной части, халазальная часть в это время занята одной крупной вакуолью (рис. 6, *3—5*). Зародышевый мешок интенсивно растет по направлению к микропиле. После разрушения париетальной ткани и достижения верхушкой зародышевого мешка нуцеллярного колпачка происходит второй митоз, в результате которого формируется 4 ядра и начинаются процессы клеткообразования (рис. 6, *5—6*).

Сформированный зародышевый мешок *H. longifolium* 4-ядерный, 4-клеточный, содержит яйцевой аппарат (его элементы морфологически плохо различимы) и полярное ядро, расположенное в центре зародышевого мешка (рис. 6, *7*).

В процессе созревания происходят увеличение зародышевого мешка и дифференциация его элементов.

Зрелый зародышевый мешок *H. longifolium* вытянут вдоль микропилярно-халазальной оси, его верхняя часть (1/3) слегка расширена. Синергиды с крючковатыми выростами. Их ядра располагаются в базальной части, апикальная часть занята вакуолью. Нитчатый аппарат не выявляется. Яйцеклетка с уплощенным основанием, часто занимает боковое положение. Ее ядро находится в апикальной части, в базальной — небольшая вакуоль. Центральная клетка с крупным полярным ядром, расположенным в месте перехода более широкой части зародышевого мешка в узкую. Цитоплазма располагается в постенном слое (рис. 6, *8*). В процессе развития зародышевого мешка во всех его клетках обнаруживается крахмал.

Цветение и опыление

Наблюдения над цветением *H. longifolium* в оранжереях показали, что у большинства особей опыление происходит под водой в нераскрывшихся цветках и только некоторые экземпляры цветут и опыляются над водой.

При температуре воды 18—19 °C и без дополнительного освещения опыление у гидростеммы происходит под водой, этот процесс обычно сопровождается расхождением прицветных листьев. В таких цветках лепестки плотно сомкнуты,

---

Рис. 6. Мегаспорогенез и развитие зародышевого мешка у *Hydrostemma longifolium*.

Объяснения в тексте. Обозначения те же, что и на рис. 5. Масштабные линейки: *1, 4, 5, 7* — 0.02; *2, 3* (слева), *8* (справа) — 0.03; *3* (справа), *8* (слева) — 0.1 мм.

однако пыльники вскрыты, а рыльце положительно реагирует на перманганат калия. Иногда в закрытых бутонах с плотно сомкнутыми прицветными листьями также обнаруживались вскрытые пыльники и положительная реакция рыльца. В подводных цветках выражена протогиния, а об окончании «цветения» свидетельствует спиральное скручивание цветоноса.

Процесс цветения над водой протекает следующим образом. Бутон выносится на поверхность воды на прямом цветоносе. В течение 2 дней прицветные листья расходятся, а лепестки раскрываются на 3-й день. Они окрашены в густой бордовый цвет, что свидетельствует об энтомофилии. Рыльцевая поверхность положительно реагирует с перманганатом калия с 1-го дня появления бутона над водой и после полного высыпания пыльцы из пыльников, которые вскрываются на 2-й день цветения. Цветок остается открытым 2—3 дня, затем лепестки закрываются, но не опадают, и он начинает постепенно погружаться под воду благодаря скручиванию цветоноса. В хазмогамных цветках гидростеммы также выражена протогиния. Опыляющие агенты в оранжерее не обнаружены, как и одновременно цветущие цветки, что исключало возможность перекрестного опыления. Следовательно, и в этом случае налицо процесс автогамии, но уже в хазмогамном цветке.

Обсуждение результатов

Полученные данные по развитию мужских и женских эмбриональных структур, а также цветению и опылению позволили выявить ряд особенностей репродуктивной биологии исследуемого вида. Так, несмотря на многочисленность тычинок, закладывающихся в акропетальной последовательности, пыльники в пределах одного цветка развиваются более или менее синхронно, в то время как у *Ceratophyllaceae* — близкородственного семейства водных растений можно наблюдать одновременно различные стадии развития пыльника — от меристематических бугорков тычинки до вскрывшихся пыльников (Шамров, 1981, 1983). А. Имс (1964) полагает, что у кувшинковых, в состав которых большинство авторов включает род *Hydrostemma*, отсутствуют стенки у микроспорангиев. Однако у гидростеммы формируется типичная стенка микроспорангия, и ее развитие соответствует основному типу, согласно классификации G. Davis (1966), что и отличает гидростемму от родственных таксонов — *Nuphar, Cabomba, Ceratophyllum*, для которых характерно центростремительное формирование стенки пыльника по типу *Umbelliferae*, согласно классификации Т. Б. Батыгиной с соавт. (1963). Данные о происхождении и генезисе слоев стенки пыльника, а также о наличии у нимфейных тапетальной пленки с орбикулами в литературе отсутствуют. Строение стенки зрелого пыльника в целом согласуется с выводами Т. Б. Батыгиной и И. И. Шамрова (1981).

Отложение каллозы в оболочках микроспороцитов и тетрадах микроспор отмечено у представителей близкородственных семейств *Cabombacea, Nymphaeaceae* и *Ceratophyllaceae* (Батыгина, Шамров, 1981; Шамров, 1981). Явление распада тетрад микроспор в одних пыльниках и сохранения некоторое время — в других описано Батыгиной и Шамровым (1981). Однако мы обнаружили, что образование генеративной клетки происходит только в свободных микроспорах. Данные о микроспорогенезе и развитии пыльцевого зерна в литературе не встречаются. Есть сведения о том, что зрелое пыльцевое зерно гидростеммы 2-клеточное (Батыгина, Шамров, 1981). Данное исследование показало, что пред вскрыванием пыльника происходит деление генеративной клетки и пыльца высыпается из пыльника в 3-клеточном состоянии. Спермии крупные, с хорошо выраженным слоем цитоплазмы. По мнению одних авторов (Erdtman, 1952; Мейер, 1964; Schneider, 1978; Ito, 1987), пыльца исследованного вида безапертурная, хотя некоторые исследователи не исключают возможности

наличия апертуры (Erdtman, 1952; Schneider, 1978). Батыгиной и Шамровым (1983) установлено, что пыльца у *Hydrostemma longifolium* с одной дистальной опоясывающей бороздой, что согласуется с нашими данными. Кроме того, нами обнаружено, что при ацетолизной обработке тонкая экзина в районе борозды разрушается и пыльцевое зерно распадается на две неравные части, которые уже не имеют апертур. Возможно, эта особенность пыльцы и внесла путаницу в трактовку ее строения.

В меристематическом бугорке семяпочки выявляются эпидерма, субэпидермальный слой и зона плацентарной меристемы, следовательно, бугорок является 3-зонным, согласно определению F. Bouman (1984). Генезис этих зон у *H. longifolium* прослежен впервые. Эпидерма нуцеллуса и оба интегумента являются производными 1-й зоны; археспорий, латеральные части нуцеллуса, гипостазы, халазы и фуникулуса — 2-й; центральные области нуцеллуса, так называемые «ряды» (Schneider, 1978; Винтер, 1988), гипостазы, халазы и проводящий пучок фуникулуса — 3-й. По-видимому, производные 3-й зоны формируют систему тканей семяпочки, способствующую поступлению питательных веществ в развивающийся зародышевый мешок.

Данные о строении сформированной семяпочки согласуются с литературными (Schneider, 1978; Батыгина, 1981). Однако наше исследование позволило уточнить генезис ее отдельных структур. Так, оба интегумента эпидермального происхождения. Апикальная часть внутреннего интегумента преобразуется в оперкулум. Подобное явление наблюдается у представителей семейств *Nymphaeaceae* и *Barclayaceae* (Weberbauer, 1894; Schneider, 1978; Винтер, Батыгина, 1988; Винтер, Шамров, 1991). Верхушка эпидермы нуцеллуса видоизменяется в эпистазу, согласно определениям P. Van Tieghem (1901) и F. Bouman (1984), которая встречается достаточно редко и характерна для *Myrtales, Zingiberaceae* и *Nymphaeaceae* (Bouman, 1984; Винтер, Шамров, 1991). Дискообразная 2—3-слойная гипостаза формируется уже во время дифференциации археспориальной клетки на уровне заложения валика внутреннего интегумента. Ранее гипостаза отмечалась только в сформированной семяпочке и зрелом семени (Винтер, Батыгина, 1988).

По имеющимся в литературе сведениям, образование триад и тетрад мегаспор характерно для кувшинковых (Cook, 1906; Seaton, 1908; Khanna, 1967; Winter, 1990; Винтер, Шамров, 1991). У гидростеммы формируются линейные триады. По мнению некоторых авторов (Schneider, 1978; Батыгина, 1981), зародышевый мешок у исследованного вида развивается по нормальному или Polygonum-типу. Данное исследование показало, что развитие зародышевого мешка у гидростеммы соответствует Oenothera-типу, согласно классификации И. Д. Романова (1971), или Schisandra-типу, согласно определению E. Battaglia (1986). Сходное развитие зародышевого мешка обнаружено у представителей близкородственных семейств *Nymphaeaceae* и *Cabombaceae* (Titova, 1990; Winter, 1990; Винтер, Шамров, 1991).

Цветение у *Hydrostemma longifolium* в оранжереях чаще происходит под водой, что согласуется с литературными данными (Schneider, 1978; Gössner, 1984). Подобное явление отмечено у близкородственных видов *Euryale ferox* и *Ondinea purpurea* (Okada, Otaya, 1930; Sculthorpe, 1967). E. Schneider (1978) полагает, что опыление под водой у гидростеммы происходит в результате гидрофилии. Опыление у 2 других видов авторы трактуют как клейстогамию. Однако эти способы опыления существенно различаются биологически. При гидрофилии опыляющим агентом является вода и предполагается перекрестное опыление, как, например, у роголистников (Шамров, 1983). При клейстогамии не предполагается наличие опыляющих агентов: это автогамный процесс. Schneider полагает, что строение цветка позволяет воде проникнуть в него и пыльца под действием тяжести опускается на рыльцевую поверхность. Известно, что пыльца кувшинковых способна прорастать под водой (Brewbaker, Kwack, 1963). Однако у исследованных подводных цветков гидростеммы не обнаружено

признаков хазмогамии. Наружные лепестки иногда слегка приоткрыты, но внутренние всегда плотно прижаты, и вода в цветок не попадает. Здесь налицо механизм самоопыления в воздушном мешке внутри цветка, а не гидрофилия. В типичных клейстогамных цветках пыльники не вскрываются, в эндотеции отсутствуют фиброзные пояски, и пыльца без периода покоя прорастает через стенку пыльника (Поддубная-Арнольди, 1976). Изучая клейстогамию у представителей родов *Oxalis, Viola* и некоторых злаков, В. А. Верещагина (1980) пришла к выводу, что у таких цветков четко выражена строгая синхронность эмбриональных процессов в пыльниках и семяпочках и отсутствует период покоя у пыльцы, она прорастает сразу по достижении 2-клеточной стадии. У гидростеммы процессы микроспорогенеза и развития пыльцы опережают развитие зародышевого мешка. Пыльники с фиброзными поясками в эндотеции вскрываются. Пыльца 3-клеточная и в пыльниках не прорастает. Поэтому процесс опыления гидростеммы под водой, по-видимому, следует рассматривать как факультативную индуцированную клейстогамию, вызванную неблагоприятными внешними условиями.

Выражаю искреннюю благодарность И. И. Шамрову за совместную работу над разделом «Семяпочка» и О. П. Камелиной за консультации при написании раздела «Развитие мужских эмбриональных структур».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Батыгина Т. Б. Семейство *Nymphaeaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Л.: Наука, 1981. Т. 1. С. 105—110. — *Батыгина Т. Б., Терехин Э. С., Алимова Г. К.* Генезис мужских спорангиев *Gramineae* и *Ericaceae* // Бот. журн. 1963. Т. 48. № 8. С. 1108—1120. — *Батыгина Т. Б., Шамров И. И.* Эмбриология нимфейных и лотосовых. I. Развитие пыльника // Бот. журн. 1981. Т. 66. № 12. С. 1696—1709. — *Батыгина Т. Б., Шамров И. И.* Эмбриология нимфейных и лотосовых. Строение пыльцевого зерна (некоторые особенности сопряженного развития пыльцевого зерна и стенки пыльника) // Бот. журн. 1983. Т. 68. № 9. С. 1177—1183. — *Верещагина В. А.* Гинодиэция, клейстогамия и гетеростилия у покрытосеменных. (Морфологические и эмбриологические аспекты): Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Л., 1980. 36 с. — *Винтер А. Н.* Эмбриология рода *Hydrostemma* (*Barclaya*) в связи с его систематическим положением: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1988. 18 с. — *Винтер А. Н., Батыгина Т. Б.* Семейство *Barclayaceae* // Сравнительная анатомия семян. Л.: Наука, 1988. Т. 2. С. 147—151. — *Винтер А. Н., Шамров И. И.* Развитие семяпочки и зародышевого мешка у *Nuphar lutea* (*Nymphaeaceae*) // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 3. С. 378—390. — *Имс А.* Морфология цветковых растений. М.: Мир, 1964. 497 с. — *Мейер Н. Р.* Палинологические исследования семейства нимфейных // Бот. журн. 1964. Т. 49. № 10. С. 1421—1429. — *Паушева З. П.* Практикум по цитологии растений. М.: Колос, 1974. 288 с. — *Поддубная-Арнольди В. А.* Цитоэмбриология покрытосеменных растений. Основы и перспективы. М.: Наука, 1976. 507 с. — *Романов И. Д.* Типы развития зародышевого мешка покрытосеменных растений // Проблемы эмбриологии. Киев: Наукова думка, 1971. С. 72—113. — *Тахтаджян А. Л.* Система магнолиофитов. Л.: Наука, 1987. 439 с. — *Шамров И. И.* Особенности строения пыльника у *Ceratophyllum demersum* и *C. pentacanthum* (*Ceratophyllaceae*) // Бот. журн. 1981. Т. 66. № 10. С. 1464—1473. — *Шамров И. И.* Антэкологическое исследование трех видов рода *Ceratophyllum* (*Ceratophyllaceae*) // Бот. журн. 1983. Т. 68. № 10. С. 1357—1366. — *Battaglia E.* Embryological questions. 7. Do new types of embryo sac occur in *Schisandra*? // Ann. Bot. 1986. Vol. 44. P. 69—82. — *Bouman F.* The ovule // Embryology of angiosperms. Berlin; Heidelberg; N. Y.; Tokyo, 1984. P. 123—157. — *Brewbaker J. L.*, Kwack *R. H.* The essential role of calcium ion in pollen germination and pollen tube growth // Amer. J. Bot. 1963. Vol. 50. N 9. P. 859—865. — *Cook M. T.* The embryology of some Cuban *Nymphaeaceae* // Bot. Gaz. 1906. Vol. 42. P. 376—396. — *Davis G. L.* Systematic embryology of the angiosperms. N. Y.; London; Sydney, 1966. 528 p. — *Erdtman G.* Pollen morphology and plant taxonomy. Angiosperms. N. Y.; London, 1952. 553 p. — *Gössner H.* Erfahrungen bei der Pflege und Vermehrung von *Barclaya longifolia* // Aquarien Terrarien. 1984. Jahr. 31. H. 8. S. 278—280. — *Hu S. Y.* The genus *Barclaya* (*Nymphaeaceae*) // Dansk bot. ark. 1968. Bd 23. H. 4. S. 533—

540. — *Ito M.* Phylogenetic systematics of the *Nymphaeaceae* // Bot. Mag. Tokyo. 1987. Vol. 100. N 1057. P. 17—35. — *Khanna P.* Morphological and embryological studies in *Nymphaeaceae*. 3. *Victoria cruziana* D'Orb. and *Nymphaea stellata* Willd. // Bot. Mag. Tokyo. 1967. Vol. 80. N 950. P. 305—312. — *Mabberley D. J.* William Roxburgh's «Botanical description of a new species of *Swietenia* (*Mahogany*)» and other overlooked binomials // Taxon. 1982. Vol. 31. N 1. P. 65—73. — *Moseley M. F., Jr.* Morphological studies of the *Nymphaeaceae*. 1. The nature of the stamens // Phytomorphology. 1958. Vol. 8. N 1-2. P. 1—29. — *Okada Y., Otaya T.* Study of *Euryale ferox* Salisb. 6. Cleistogamous versus chasmogamous flowers // Bot. Mag. Tokyo. 1930. Vol. 44. N 523. P. 369—373. — *Robinson I.* Die Färbungsreaktion der Narben, Stigmatochromie, als morphologische Blütentersuchungsmethode // Sitzungsber. Kaiserl. Akad. Wiss. 1924. Bd 133. H. 6. S. 161—211. — *Schneider E. L.* Morphological studies of the *Nymphaeaceae*. 9. The seed of *Barclaya longifolia* Wall. // Bot. Gaz. 1978. Vol. 139. N 2. P. 223—230. — *Seaton S.* The development of the embryo sac the *Nymphaea* // Bull Torr. Bot. Club. 1908. Vol. 35. P. 283—290. — *Stone B. C.* A new combination for *Barclaya kunstleri* (King) Ridley of the *Nymphaeaceae* // Gard. Bull. 1982. Vol. 35. N 1. P. 69—71. — *Tieghem P.* van L'oeuf des plantes considéré comme la base de leur classification // Ann. Soc. Nat. Bot. Sér. 1901. T. 14. P. 213—390. — *Titova G. E.* The development of the female generative structures in *Cabomba caroliniana* A. Gray (*Cabombaceae*) // Abstr. XI Int. Symp. Embryology and seed reproduction. Leningrad: Nauka, 1990. P. 210. — *Wallich N. Barclaya* // Trans. Linn. Soc. London. 1827. Vol. 15. Pt 2. N 19. P. 442—448. — *Weberbauer A.* Beiträge zur Samenanatomie der *Nymphaeaceae* // Engl. Jahrb. 1894. Bd 18. H. 3. S. 213—258. — *Winter A. N.* Peculiarities of the female gametophyte development in the families *Nymphaeaceae*and *Barclayaceae* // Abstr. XI Int. Symp. Embryology and seed reproduction. Leningrad: Nauka, 1990. P. 189.

Мелитопольский педагогический институт

Получено 28 XII 1990

УДК 582.29 (571.54)

С. Э. Будаева

ЭПИГЕЙНЫЕ И ЭПИФИТНЫЕ ЛИШАЙНИКИ СЕВЕРО-ВОСТОКА БУРЯТИИ

S. E. BUDAJEVA. THE EPIGEIC AND EPIPHYTIC LICHENS OF THE NORTH-EASTERN BURYATIA

Для северо-востока Бурятии приведено 33 вида лишайников, из них 24 эпигейных.

Лишайники северо-востока Бурятии изучены недостаточно. Имеется работа В. А. Поварницына (1937), в которой приводятся некоторые напочвенные (эпигейные) лишайники лесов из бассейна р. Верхней Ангары (всего 8 видов).

В настоящей работе приведены результаты обследования Северо-Байкальского и Баунтовского районов Бурятии. Северо-Байкальский район, окруженный отрогами Муйских хребтов, переходящих в Прибайкальские горы, занимает обширную, мало освоенную горно-таежную территорию на севере Бурятии, дугообразно огибающую оз. Байкал с северной стороны и вытянувшуюся вдоль долины р. Верхней Ангары. В районе расположены обширные лесные массивы (Галактионов, 1959).

Баунтовский район представлен Витимским плоскогорьем, которое располагается в восточной части Бурятии. Плоскогорье с севера и запада ограничено Южно-Муйским и Икатским хребтами, на востоке — р. Витим, на юге и юго-западе постепенно переходит в предгорья Яблоневого хр. и Селенгинское среднегорье Западного Забайкалья. Рельеф плоскогорья пологоволнистый и характеризуется однообразием и слабым расчленением: преобладают плоские хребты, увалы высотой 100—300 м и межгорные понижения с отметками 800—900 м над ур. м. Плоскогорье целиком расположено в таежной зоне, представляет собой область сплошного распространения лиственничных лесов, отличается от

окружающих территорий наиболее широким развитием ерников — заболоченных зарослей кустарниковых берез и ив, приуроченных к межгорным понижениям и долинам рек (Мухина, 1965).

В Северо-Байкальском районе в долине р. Верхней Ангары в окр. пос. Новый Уоян распространены сосновые и лиственничные леса с бруснично-лишайниковым покровом. Подлесок образуют багульник болотный *Ledum palustre* L., рододендрон даурский *Rhododendron dauricum* L., шиповник иглистый *Rosa acicularis* Lindl., голубика *Vaccinium uliginosum* L., смородина черная *Ribes nigrum* L., можжевельник сибирский *Juniperus sibirica* Bugsd. Кустарничковый покров образуют брусника *Vaccinium vitis-idaea* L., шикша *Empetrum sibiricum* V. Vassil. Из лишайников распространены среди кустарничкового покрова следующие кустистые виды: *Cladina rangiferina* (L.) Harm., *C. stellaris* (Opiz) Brodo, *C. mitis* (Sandst.) Hale et W. Culb., *C. arbuscula* (Wallr.) Hale et W. Culb., *Cladonia amaurocraea* (Flk.) Schaer., *C. cornuta* (L.) Hoffm., *C. fimbriata* (L.) Fr., *C. gracilis* (L.) Willd. Из листоватых лишайников распространены *Peltigera aphthosa* (L.) Willd., *P. malacea* (Ach.) Funck.

На ветвях лиственницы и кедра отмечаются эпифитные лишайники *Parmelia sulcata* Tayl., *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl., *Cetraria ciliaris* Ach., *C. pinastri* (Scop.) S. Gray, *Evernia mesomorpha* Nyl., *Biatora symmicta* (Ach.) Fr. На ветвях душекии кустарниковой, березы встречаются *Physcia aipolia* (Ehrh.) Fürnr., *P. tribacia* (Ach.) Nyl., *P. dubia* (Hoff.) Lettau.

Указанные лишайники лесов долины р. Верхней Ангары отмечались нами в лесах Байкальского (долина р. Мишихи) и Баргузинского заповедников, долины р. Кынгырга (Тункинский район) и юга Бурятии (Будаева, 1988, 1989а, б).

В Баунтовском районе в окр. пос. Багдарин на склонах горы Белой широко распространены в лиственничных лесах кустистые виды лишайников: *Cladina rangiferina* (L.) Harm., *C. mitis* (Sandst.) Hale et W. Culb., *C. stellaris* (Opiz) Brodo, *Cladonia amaurocraea* (Flk.) Schaer., *C. fimbriata* (L.) Fr., *C. crispata* (Ach.) Flot., *Cetraria cucullata* (Bellardi) Ach., *C. laevigata* Rassad., *C. nivalis* (L.) Ach., из листоватых лишайников отмечаются *Peltigera aphthosa* (L.) Willd., *P. malacea* (Ach.) Funck.

На лиственницах распространены эпифитные лишайники: *Evernia esorediosa* (Müll. Arg.) DR., *E. mesomorpha* Nyl., *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl., *H. bitteri* (Lynge) Ahti, *Parmelia sulcata* Tayl., *Parmeliopsis ambigua* (Wulf.) Nyl., *P. aleurites* (Ach.) Nyl.

В окр. пос. Варваринск в лиственничных лесах встречаются те же вышеуказанные виды эпигейных и эпифитных лишайников. В долине р. Талой и на Талойском перевале в лиственничниках отмечаются следующие виды эпигейных лишайников: *Cetraria cucullata* (Bellardi) Ach., *C. nivalis* (L.) Ach., *C. islandica* (L.) Ach., *Cladina mitis* (Sandst.) Hale et W. Culb., *C. arbuscula* (Wallr.) Hale et W. Culb., *Cladonia amaurocraea* (Flk.) Schaer., *Peltigera aphthosa* (L.) Willd., *P. polydactyla* (Neck.) Hoffm., *P. spuria* (Ach.) DC., *Stereocaulon tomentosum* Fr. Нижние части стволов и сухие ветви лиственниц покрыты лишайниками *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl., *Parmelia sulcata* Tayl., *Evernia esorediosa* (Müll. Arg.) DR., *E. mesomorpha* Nyl., *Cetraria pinastri* (Scop.) S. Gray, *C. sepincola* (Ehrh.) Ach., *Parmeliopsis ambigua* (Wulf.) Nyl., *P aleurites* (Ach.) Nyl.

В окр. пос. Верхний Ципикан в лиственничниках распространены лишайники *Cladina rangiferina* (L.) Harm., *C. stellaris* (Opiz.) Brodo, *C. mitis* (Sandst.) Hale et W. Culb., *Cetraria cucullata* (Bellardi) Ach., *C. laevigata* Rassad., *C. nivalis* (L.) Ach., *Cladonia amaurocraeae* (Flk.) Schaer., *C. gracilis* (L.) Willd. На ветвях лиственницы отмечаются *Evernia esorediosa* (Müll. Arg.) DR., *E. mesomorpha* Nyl., *Parmelia sulcata* Tayl., *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl. и др.

На склонах горы Хаптон в лиственничных лесах часто встречаются кустистые эпигейные лишайники: *Cetraria cucullata* (Bellardi) Ach., *C. laevigata* Rassad.,

C. nivalis (L.) Ach., *C. islandica* (L.) Ach., *Cladina rangiferina* (L.) Harm., *C. mitis* (Sandst.) Hale et W. Culb., *C. stellaris* (Opiz) Brodo, *Cladonia amaurocraeae* (Flk.) Schaer. Выше на склонах горы Хаптон распространены арктоальпийские виды: *Alectoria ochroleuca* (Hoffm.) Massal., *Nephroma arcticum* (L.) Torss.

Высота эпигейных кустистых лишайников составляет 8—10 см.

Указанные выше виды лишайников приводились для лиственничных и сосновых лесов Баргузинского, Байкальского заповедников, юга Бурятии (Будаева, 1988, 1989а, б). Для Витимского плоскогорья указанные виды приводятся впервые.

Сборы лишайников были проведены на Витимском плоскогорье К. И. Осиповым, в долине р. Верхней Ангары — Х. Р. Будаевым и В. Н. Лобсановым и любезно предоставлены нам для определения.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Будаева С. Э. Эколого-ценотическое распределение лишайников в долине р. Мишихи Байкальского заповедника // Изучение грибов в биогеоценозах. Тез. докл. IV Всесоюз. науч. конф. Пермь, 1988. С. 161. — *Будаева С. Э.* Эпигейные и эпифитные лишайники юга Бурятии // Бот. журн. 1989а. Т. 74. № 11. С. 1551—1554. — *Будаева С. Э.* Лишайники лесов Забайкалья. Новосибирск: Наука, 1989б. 104 с. — *Галактионов И. И.* Бурятия. М.: География, 1959. 91 с. — *Мухина Л. И.* Витимское плоскогорье. Улан-Удэ: Бурятск. кн. изд-во, 1965. 136 с. — *Поварницын В. А.* Почвы и растительность бассейна р. Верхней Ангары // Бурят-Монголия. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1937. С. 7—132.

Бурятский институт биологии

Получено 23 VI 1992

УДК 502.75 : 582.949.1

Г. П. Семенова

CARYOPTERIS MONGHOLICA (VERBENACEAE) — РЕДКИЙ ВИД ФЛОРЫ СИБИРИ: БИОЛОГИЯ, ИНТРОДУКЦИЯ

G. P. SEMYONOVA. *CARYOPTERIS MONGHOLICA (VERBENACEAE)*, THE RARE SPECIES OF THE SIBERIAN FLORA: ITS BIOLOGY AND INTRODUCTION

Изучены онтогенез и возможности выращивания в культуре (г. Новосибирск) редкого сибирского растения *Caryopteris mongholica*, нуждающегося в охране.

Орехокрыльник *Caryopteris mongholica* Bunge (*Verbenaceae*) (рис. 1, 2) — редкий для флоры Сибири монголо-тибетский вид, полукустарничек, встречается только на юге Бурятии. Здесь известны три местонахождения: 1) долина р. Селенги, хр. Хангидай, гора Черная, окр. с. Усть-Кяхта; 2) водораздел рек Джида—Селенга, гора Хараты близ с. Зарубино; 3) отроги Малханского хр., в 10 км от с. Тамир (Сэкулич и др., 1989). Произрастает на степных, пустынных каменистых и щебнистых склонах холмов и гор, на скалах, речных отмелях и маломощных песках (Пешкова, 1970; Куваев, 1974; Иванова, 1979; Грубов, 1982). Вид включен для государственной охраны в «Красную книгу СССР» (1984), «Красную книгу РСФСР» (1988), «Красную книгу Бурятской АССР» (1988). Все местообитания этого вида входят в пастбищные угодья и испытывают максимальную антропогенную нагрузку: во второй половине сентября после выпаса скота нельзя найти ни одного полностью сохранившегося растения (Дюрягина, Иванова, 1985).

Литературных данных по биологии *Caryopteris mongholica* крайне мало. Есть сведения (Мурзова, 1949) по интродукции этого вида в Северную Америку и Среднюю Азию (Ташкент), где он хорошо растет на богарных почвах и используется для озеленения как красиво цветущий полукустарничек. В условиях

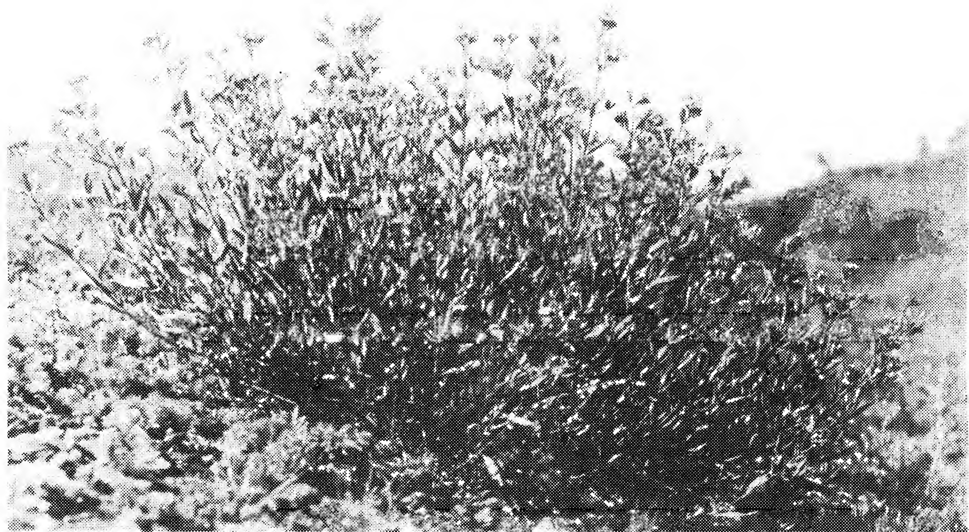


Рис. 1. *Caryopteris mongholica*, с. Усть-Кяхта, гора Черная, лапчатково-тимьяновая степь. 5 VII 1983.

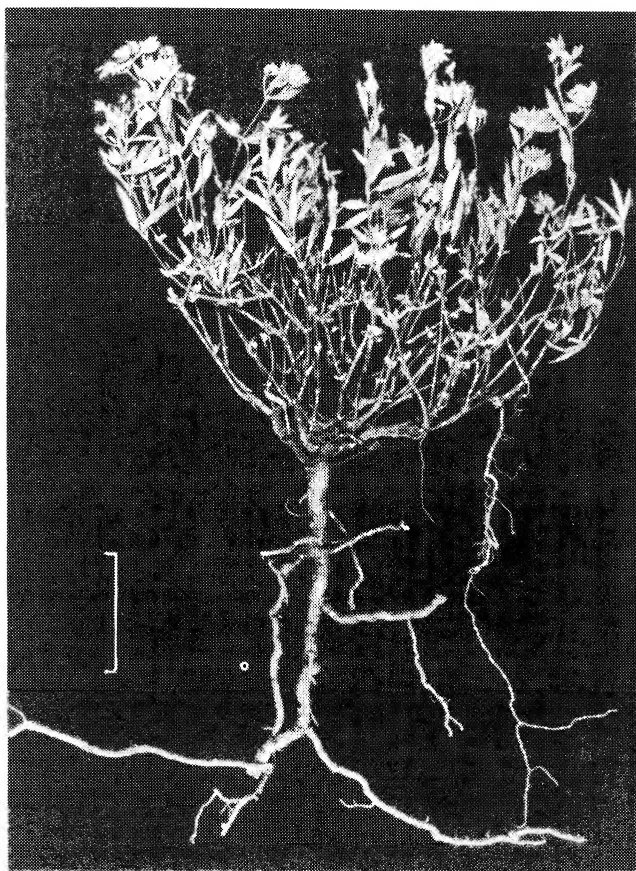


Рис. 2. *Caryopteris mongholica*, с. Усть-Кяхта. 15 IX 1983.
Масштабная линейка — 5 см.

Ташкента вид засухоустойчив, малотребователен к почве и поливу, переносит засоление почв, светолюбив и жаровынослив, дает самосев, зацветает на 2-й год жизни. В условиях г. Улан-Удэ *Caryopteris mongholica* проходит полный цикл развития, цветет и плодоносит, дает полноценные семена (Асеева, Бойков, 1988).

Действенным методом охраны *Caryopteris mongholica* является интродукция его в ботанические сады, где есть возможность изучить биологию, экологию и вопросы размножения этого вида.

Материал и методика

Семена для интродукции были собраны с растений ценопопуляции, расположенной в 5 км от с. Усть-Кяхта на правом берегу р. Селенги на горе Черной (Бурятская АССР, Кяхтинский р-н), 15 сентября 1982 г. коллекторами М. М. Ивановой и Г. П. Семеновой.

Климатические условия района интродукции (Ботанический сад, г. Новосибирск, высота 139 м над ур. м.) отличаются от условий природного местообитания (высота 1000 м над ур. м.) более высоким увлажнением (табл. 1); по агроклиматическому районированию (Шашко, 1985) эти территории входят соответственно в Северопредалтайскую лесостепную провинцию и Восточносибирскую степную. Почвы природных местообитаний каштанового типа, малогумусные, нейтральные или щелочные (Уфимцева, 1960); в ботаническом саду — деградированные черноземы и оподзоленные лесные, слабокислые почвы.

ТАБЛИЦА 1

Основные агроклиматические показатели (по: Шашко, 1985), района интродукции и естественного местообитания *Caryopteris mongholica*

Показатель	Период	Местонахождение	
		г. Новосибирск	г. Кяхта
Континентальность		207 Ок	249 Ок
Сумма активных температур, °С		1940 Ух[2]	1910 Ух[2]
Температура наиболее теплого месяца, °С		18.7 Т[1]	19.1 Т[1]
Температура наиболее холодного месяца, °С		—19.0 Х[2]	—22.4 Х[3]
Осадки, мм		425	306
Баланс увлажнения (*P—f*), мм	Год	—84	—384
	Весна, V	—58	—85
	Лето, VI	—45	—56
	VII	—25	—49
	VIII	—14	—27
	Осень, X	+7	—27
Коэффициент атмосферного увлажнения (*P/f*)	Год	0.83 Пв	0.44 З
Основной период вегетации (10—10 °С)	Начало	15 V	17 V
	Конец	15 IX	12 IX
	Продолжительность, дни	122	117
Вегетационный период (5—5 °С)	Начало	28 IV	28 IV
	Конец	4 X	2 X
	Дней	158	157
Беззаморозковый период	Начало	20 V	25 V
	Конец	18 IX	12 IX
	Дней	120	109
Высота снежного покрова, см		30—40	20—25

Примечание. Ок — очень континентальный, Ух[2] — температурная полоса среднеранних культур умеренного пояса, Т[1] — умеренно теплый, Х[2] — холодный, Х[3] — очень холодный, Пв — полувлажная лесостепь, З — засушливая степь, *P—f* — разность между осадками (*P*) и условной испаряемостью (*f*), 10—10 °С — переход (весна—осень) со среднесуточной температурой выше 10 °С, 5—5 °С — период (весна—осень) со среднесуточной температурой выше 5 °С.

Все исследования проводили по общепринятым методикам (Работнов, 1950; Серебряков, 1952; Серебряков, Серебрякова, 1965; Международные правила..., 1969; Смирнова и др., 1976; Заугольнова и др., 1988). За критерий оценки состояния вида в условиях культуры принята его жизненность: мощность растений, степень развития вегетативных и генеративных побегов, общие размеры, возможность прохождения всех этапов жизненного цикла, особенности семенного и вегетативного размножения, способность самоподдержания численности популяции.

Результаты и их обсуждение

Плод *Caryopteris mongholica* сухой, дробный, состоит из 4 окрыленных, сетчато-жилковатых орешков, заключенных в бокальчато-колокольчатую чашечку. Семена коричневые, трапециевидные, сплюснутые, двухгранные, окрыленные, спинная грань слегка выпуклая, брюшная чуть вогнутая. Наружная семенная кожура сухая, пленчатая, свободно облегает семя. Внутренняя кожура темно-коричневая, плотно облегающая эндосперм, в микропилярном конце оттянута в виде шнура 0.8 мм дл., в халазальном конце — в виде узла.

Семена средней величины, в природе их размеры 5.18 ± 0.11 мм дл., 2.96 ± 0.05 мм шир., 1.9 ± 0.06 мм толщ., масса 1000 сух. семян 1.75 г; в условиях интродукции — 5.75 ± 0.38 мм дл., 3.15 ± 0.23 мм шир., 1.71 ± 0.22 мм толщ., масса 1000 сух. семян 1.94 г. Эндосперм белый, постеночный, 0.05 мм толщ. Зародыш прямой, лопатовидный, хорошо дифференцированный. В природе зародыш 2.77 ± 0.06 мм дл.; семядоли 1.99 ± 0.05 мм дл., 1.45 ± 0.03 мм шир.; в условиях культуры зародыш 2.8 ± 0.05 мм дл.; семядоли 1.95 ± 0.05 мм дл., 1.35 ± 0.02 мм шир.

Семена не имеют покоя, индифферентны к освещению. Прорастают при широком диапазоне температур. При комнатной температуре (18—24°) семена прорастают на 3-й день, энергия прорастания на 2-й день составляет 77%, прорастание длится 6 дней, всхожесть 84.2%. При температуре 2—8° начало прорастания отмечено на 90-й день, прорастание длится 306 дней, всхожесть 80%. Проростки на 2-й день жизни имеют на корне корневые волоски, корень темнеет и хорошо отличается по цвету от более светлого гипокотиля. На 3-й день семядоли сбрасывают кожуру, но при низкой влажности она долго держится, затрудняя рост семядолей. На 6—9-й день начинает расти 1-я пара листьев. В возрасте 16 дней растения имеют семядоли, 2 пары листьев; растения 10—27 мм выс., стебель 0.5—0.9 мм толщ., гипокотиль 7.5—18 мм дл.; пластинки семядолей 4.5—8.0 мм дл. и 3.5—6.0 мм шир. К этому времени семядоли достигают максимальных размеров.

Ювенильные растения имеют семядоли и 3 пары листьев, начинает отрастать 4-я пара. В пазухах семядолей и 1-й пары листьев образуются листовые бугорки: растение вступает в фазу ветвления. Абсолютный возраст 20—26 дней.

Виргинильные растения имеют корень до 19 см дл., 4.2 мм толщ.; 7 боковых корней 2—9 см дл.; много корневых волосков; гипокотиль 7 см дл.; эпикотиль 4 мм дл.; черешок семядолей 4 мм дл., пластинку 8 мм дл., 6 мм шир. Семядоли засыхают, продолжительность их жизни около 64 дней. Побег имеет 11—18 пар листьев. В 8—12-м узлах в пазухах листьев появляются цветочные бугорки; начинается фаза репродукции. Абсолютный возраст 55—65 дней.

Генеративные растения имеют хорошо развитый главный побег с супротивными листьями на черешках. Листья с верхней стороны зеленые, с нижней — сизоватые. Побеги 2-го порядка, развиваются акропетально, при этом нижние длиннее средних и верхних (табл. 2). На верхушках побегов формируются соцветия: на побегах 1-го порядка — в верхних 4—10-м узлах, на побегах 2-го порядка — в 1—7-м узлах, на побегах 3-го порядка — в 1—4-м узлах. Нижние 3—11-й узлы не имеют репродуктивных побегов. Соцветие плейохазий в каждой

ТАБЛИЦА 2

Характеристика побегов одного растения *Caryopteris mongholica*

Побеги	Длина побега, мм	Число цветков на побеге	Побеги	Длина побега, мм	Число цветков на побеге
Главная ось	40.0	28			
Побеги 2-го порядка			Побеги 2-го порядка		
1-й	30.5	12	10-й	8.5	—
2-й	34.5	31	11-й	14.0	10
3-й	32.8	25	12-й	1.0	—
4-й	33.0	37	13-й	7.8	—
5-й	28.0	20	14-й	16.5	16
6-й	11.5	—	15-й	16.2	22
7-й	4.0	—	16-й	12.6	10
8-й	6.0	—	17-й	17.4	25
9-й	14.6	13	18-й	18.4	25
			19-й	12.0	5
			20-й	19.6	36

Примечание. Счет побегов снизу вверх.

листовой пазухе несет по 6—16 цветков. Соцветие разветвляется дихотомически чаще 1 раз, реже — 2 раза. Каждая ветвь имеет по 3—5 цветков, которые располагаются последовательно на внутренней ее стороне. Первым в соцветии раскрывается цветок, находящийся в развилке дихазия.

Благодаря активному ветвлению образуется компактный куст (рис. 1). Побеги, касаясь поверхности почвы, интенсивно укореняются в узлах стебля (рис. 3), образуя ортотропные побеги. Последовательное образование побегов обусловливает длительное растянутое цветение популяции до глубокой осени. Старые побеги имеют серый стебель, молодые — темно-бордовый. Высота растений в условиях ботанического сада больше, чем в природе. Листья линейно-ланцетные, цельнокрайные, реже с расставленными зубцами, густоопушенные, серо-зеленые, черешковые. Их размеры в условиях культуры больше, чем у растений из популяций естественного местообитания (табл. 3). Цветки с ярко-синим венчиком, из которого на 10—12 мм выступают тычинки с голубыми пыльниками и столбик с двураздельным голубым рыльцем, что придает растениям ажурную декоративность. Венчик 15.4 ± 0.39 мм дл. от основания до края бахромчатой губы и 18.4 ± 0.68 мм дл. до края пыльников. Бахромчатая губа 4 мм шир. Чашечка в период цветения 3 мм дл., до середины пятираздельная; при плодах сильно разрастающаяся, 9.5 ± 0.82 мм дл. Интродуцированные растения по всем репродуктивным количественным параметрам уступают растениям природной популяции (табл. 3): на них значительно меньше цветков и плодов. Коэффициент завязывания плодов и семян низкий как у природной популяции, так и у интродуцированной. Лимитирующим фактором в первом случае является антропогенное воздействие (выпас скота), в ботаническом саду — повышенная влажность воздуха и почвы.

В природных популяциях у старых особей во внутренней части кроны осенью отмирают тонкие верхушки слабых угнетенных побегов. Эти верхушки часто не опадают, и ветви кустов бывают усеяны сухими торчками (рис. 2).

При посеве семян в почву всходы появляются на 10—15-й день, в 1-й год растения пребывают в фазе вегетации, а после зимнего покоя не отрастают из-за выпревания. Эффективным оказалось выращивание *Caryopteris mongholica* в условиях ботанического сада с помощью рассады, что позволяет получить семена в 1-й год жизни. Сеять семена в теплице необходимо в начале марта, в середине мая (начало бутонизации) растения нужно перенести в открытый грунт, где в первые 2 недели притенять и систематически

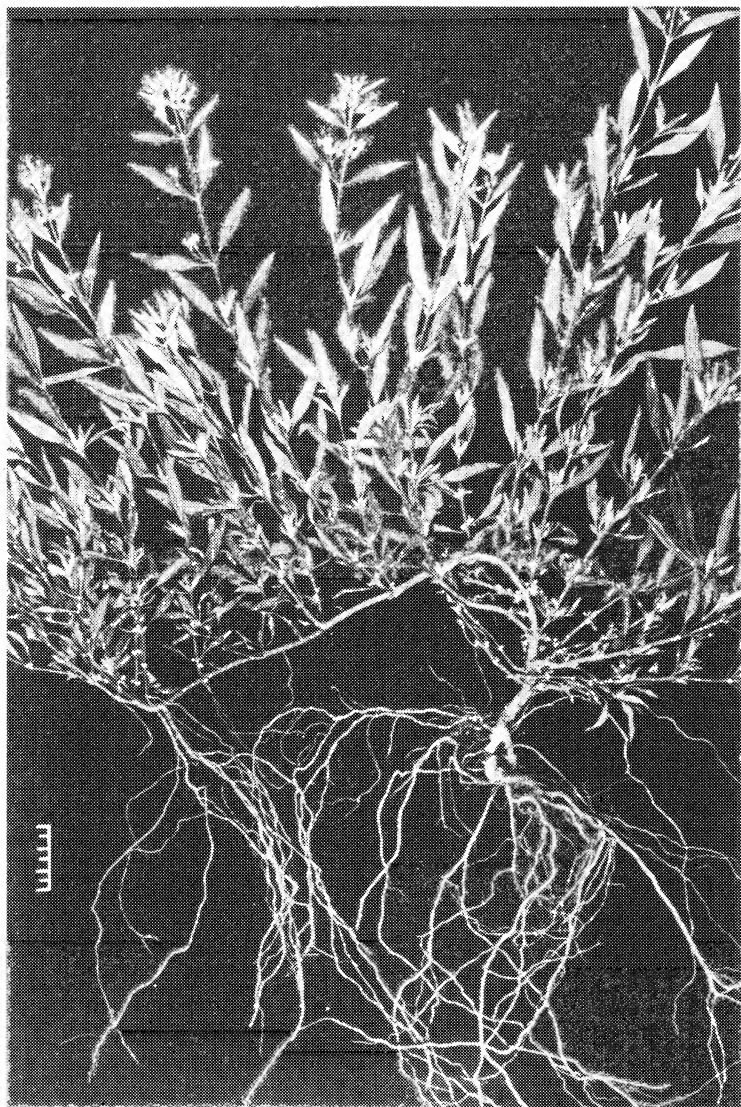


Рис. 3. *Caryopteris mongholica*, Ботанический сад, г. Новосибирск. 2 IX 1987. Масштабная линейка — 3 см.

поливать. Рассаживать растения необходимо на расстоянии 70 см друг от друга. Приживаемость растений составляет 100%.

Начало цветения растений отмечено в начале июля, массовое цветение — в конце июля—августе, заканчивается цветение в конце сентября. Летом цветки активно посещаются пчелами. Диссеминация начинается в конце августа и длится до середины сентября. Период формирования плода в одном цветке составляет 53—69 дней. Поздние цветки не завязывают плоды из-за несоответствия температурных условий требованиям вида. Растения устойчивы к слабым [в пределах 0—(—2) °С] заморозкам на почве. Листья замерзают, но не опадают.

Растение может быть использовано в степных районах для озеленения как медоносное и как лекарственное благодаря содержанию эфиромасличных веществ с прянокреозотным ароматом.

ТАБЛИЦА 3

Характеристика *Caryopteris mongholica* в природе и в условиях ботанического сада

Признаки	Местонахождение	
	с. Усть-Кяхта	г. Новосибирск
Высота растений, см	23.66±0.94	55.64±2.48
Диаметр кроны, см	49.3±2.41	26.09±3.9
Число боковых побегов	28.8±3.82	22.28±2.29
Длина пластинки листа, см	2.75±0.12	5.06±0.1
Ширина листа, см	0.54±0.03	1.19±0.03
Длина черешка, см	—	1.46±0.05
Число цветков на одно растение	3748.2±1044.0	661.0±178.19
Число плодов на одно растение	1649.21±459.5	57.29±16.05
Коэффициент завязывания плодов, %	44.03±13.36	27.64±2.92
Коэффициент завязывания семян, %	37.8±5.8	42.39±6.8

Выводы

Caryopteris mongholica — редкий вид флоры Сибири, произрастает только на юге Бурятии, где известно всего три местонахождения. Полукустарничек, ксерофит.

В условиях ботанического сада в лесной зоне (г. Новосибирск) *Caryopteris mongholica* можно выращивать только с помощью рассады, так как после зимнего покоя растения не способны отрастать из-за выпревания: лимитирующим фактором является повышенная влажность воздуха и почвы; развивается по типу 1-летнего растения с поздним циклом цветения.

Интродуцированные растения по сравнению с растениями природной популяции имеют бóльшие высоту и облиственность, более крупные листья и гибкие побеги с высокой степенью укоренения. Репродуктивные показатели растений в ботаническом саду ниже, чем у растений природной популяции, что свидетельствует о несоответствии климатических и эдафических условий ботанического сада требованиям вида.

Оптимальными условиями для выращивания этого вида за пределами ареала являются условия степных и полупустынных районов, следовательно, необходимо сохранить естественные местообитания.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Асеева Т. А., Бойков Т. Г. Орехокрыльник монгольский // Красная книга Бурятской АССР. Улан-Удэ: Бурятск. кн. изд-во, 1988. С. 388—389. — *Грубов В. И.* Определитель сосудистых растений Монголии. Л.: Наука, 1982. 443 с. — *Дюрягина Г. П., Иванова М. М.* Характеристика ценопопуляций редких видов флоры Бурятии // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 11. С. 1529—1538. — *Заугольнова Л. Б., Жукова Л. А., Комаров А. С.* и др. Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). М.: Наука, 1988. 184 с. — *Иванова М. М.* Семейство *Verbenaceae* // Флора Центральной Сибири. Новосибирск: Наука, 1979. Т. 2. С. 742. — *Красная* книга СССР. Т. 2. М.: Лесная пром-ть, 1984. 480 с. — *Красная* книга Бурятской АССР. Улан-Удэ: Бурятск. кн. изд-во, 1988. 416 с. — *Красная* книга РСФСР. Растения. М.: Росагропромиздат, 1988. 592 с. — *Куваев В. Б.* Род *Caryopteris* Bunge в СССР // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1974. Т. 79. Вып. 3. С. 129—132. — *Международные* правила определения качества семян. М.: Колос, 1969. 182 с. — *Мурзова Р. М.* Виды *Caryopteris* и поведение их в условиях Ташкента // Тр. бот. сада. 1949. Вып. 1. С. 103—110. — *Пешкова Г. А.* — Новые и редкие виды из Восточной Сибири // Нов. сист. высш. раст. 1970. Т. 6. С. 284—293. — *Работнов Т. А.* Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Геоботаника. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950. Сер. 3. Вып. 6. С. 7—204. — *Серебряков И. Г.* Морфология вегетативных органов высших растений. М.: Сов. наука, 1952. 392 с. — *Серебряков И. Г., Серебрякова Т. И.* О двух типах формирования корневищ у травянистых многолетников // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1965.

Т. 70. Вып. 2. С. 67—81. — *Смирнова О. В., Заугольнова Л. Б., Ермакова И. М.* и др. Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М.: Наука, 1976. 217 с. — *Сэкулич И. Р., Пыхалова Т. Д., Бойков Т. Г.* Особенности формирования редких растительных сообществ степной зоны Забайкалья // Эколого-биологические особенности растений и фитоценозов Забайкалья. Улан-Удэ, 1989. С. 11—16. — *Уфимцева К. А.* Степные и лесостепные почвы Бурятской АССР. М.: Изд-во АН СССР, 1960. 152 с. — *Шашко Д. И.* Агроклиматические ресурсы СССР. Л.: Гидрометеоиздат, 1985. 248 с.

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
Новосибирск

Получено 21 IV 1992

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.949.1

А. Л. Буданцев

КОНСПЕКТ РОДА *NEPETA* (*LAMIACEAE*)

A. L. BUDANTSEV. A SYNOPSIS OF THE GENUS *NEPETA* (*LAMIACEAE*)

На основании таксономической ревизии представлен конспект рода *Nepeta* в полном объеме. В конспект включено 212 видов, составляющих 19 секций.

Данная статья является продолжением серии публикаций, посвященных родовому составу трибы *Nepeteae* (Буданцев, 1992г).

По объему род *Nepeta* L. занимает первое место в трибе *Nepeteae* Benth. Ареал его охватывает некоторые острова Макаронезийского архипелага, страны Средиземноморья (включая Африканское побережье), большую часть Европы (за исключением северных ее районов), умеренные районы Азии, а также северо-восток Африки. К территориям с наибольшей концентрацией видов можно отнести Юго-Западный Китай (восточную окраину Тибета, Сычуаньские Альпы, часть Юньнаньского нагорья), Западные Гималаи (Кашмир, Читрал), Иранское нагорье, Гиндукуш, горную Среднюю Азию, Анатолийское нагорье, а также Западное Средиземноморье. Виды рода *Nepeta* приурочены в основном к горным территориям и произрастают от предгорий до высокогорий. Некоторые виды (*N. podostachys* Benth., *N. pamirensis* Franch., *N. laevigata* (D. Don) Hand.-Mazz., *N. italica* L., *N. nuda* L. и др.) нередко выступают в качестве эдификаторов сухих степных и петрофильных группировок. Многие виды секций *Capituliferae* (Benth.) Pojark., *Denudatae* (Briq.) A. Budantz., *Micranthae* (Boiss.) Pojark. и *Micronepeta* Benth. входят в состав пустынной и полупустынной растительности.

Род *Nepeta* относится к трудным в систематическом отношении родам: с одной стороны, наиболее характерные и используемые в систематике губоцветных морфологические особенности цветков у этого рода довольно однообразны, а с другой стороны, некоторые группы видов из разных секций рода *Nepeta* образуют чрезвычайно полиморфные комплексы, внутри которых ограничение отдельных рас осложняется процессами гибридизации и переходами к облигатной или смешанной двудомности растений. Существует два принципа классификации видов этого рода. В традиционном подходе, разработанном G. Bentham (1832—1836, 1848), предусматривается деление рода на секции, которые различаются по набору таких признаков, как жизненная форма, форма соцветий, чашечки, относительные параметры венчика, форма его губ, и реже — по морфологическим особенностям вегетативных органов. С некоторыми дополнениями и незначительными изменениями точка зрения Bentham была принята E. Boissier (1879), J. Briquet (1895—1897), А. И. Поярковой (1954а), C. Wu, Y. Huang (1977) и K. Rechinger (1982). Другой принцип, выработанный I. Hedge, J. Lamond (1982) и использованный при обработке рода *Nepeta* для «Флоры Турции», заключался в отказе от выделения секций и подсекций и классификации видов на удобные для разграничения группы без определенного таксономического ранга. Главной причиной, побудившей авторов перейти к иной системе классификации, явилась

размытость границ многих секций рода *Nepeta* (из 3 выделенных групп тем не менее группа С соответствовала секции *Oxynepeta* Benth.). По нашему мнению, нетрадиционные схемы классификации видов крупных и сложных родов, вполне оправданные в региональных сводках с чисто практической стороны, могут быть приняты в систематике родов в полном объеме после достаточно подробного описания картины их разнообразия. Сознавая трудность в определении границ многих секций рода *Nepeta*, мы все же придерживаемся традиционного подхода в классификации его видов. Принятые в данном конспекте секции различаются по совокупности признаков, которые нами приведены в описаниях.

Род *Nepeta* понимается нами в более широком смысле по сравнению с точкой зрения, изложенной во «Флоре СССР» (Пояркова, 1954а), поскольку включает в себя и виды рода *Kudrjaschevia* Pojark. Наиболее важными морфологическими особенностями, послужившими Поярковой (1953) основанием для выделения этого рода, явились признаки строения верхней губы венчика, которая в нижней, расширенной части образует крупный, лопастевидный, назад отогнутый выступ, ноготкообразное сужение центральной лопасти нижней губы, расхождение губ венчика под острым углом, а также недоразвитые передние тычинки с более мелкими по сравнению с парой задних тычинок пыльниками. Первоначально к роду *Kudrjaschevia* было отнесено 4 памиро-алайских вида: *K. allotricha* Pojark., *K. korshinskyi* (Lipsky) Pojark., *K. nadinae* (Lipsky) Pojark. и *K. jacubii* (Lipsky) Pojark. Впоследствии к ним добавились *K. pojarkoviae* Ikonn., описанный из Западного Памира (Иконников, 1972), и *K. grubovii* Koczk. (Кочкарева, 1986), произрастающий в Памиро-Алае (Дарвазский хр.).

В результате проведенного нами сравнительного анализа диагностических признаков *Kudrjaschevia* не выявлено сколько-нибудь значительных отличий видов этого рода от видов рода *Nepeta* по деталям строения венчика. Наличие назад отогнутого выступа в основании верхней губы венчика встречается не только у представителей *Kudrjaschevia,* но и у видов *Nepeta* и *Dracocephalum* L. Форма нижней губы венчика, довольно разнообразная у видов *Nepeta* (от вогнутой, чашеобразной до выпуклой, с отклоненными вниз боковыми лопастями), повторяется и у видов *Kudrjaschevia.* Наиболее существенным, таким образом, признаком, отличающим *Kudrjaschevia* от *Nepeta*, является тенденция к редукции передних тычинок. Причем если у многолетников (*K. korshinskyi, K. pojarkoviae, K. nadinae*) пыльники у передних тычинок сохраняются и продуцируют пыльцу, то у однолетника *K. jacubii* они практически не развиваются. Процессы редукции андроцея прослеживаются и у многих видов *Nepeta*, в частности у представителей секций *Oxynepeta* Benth., *Orthonepeta* Benth., *Sparthonepeta* (Briq.) Rech. f. и др., что выражается в развитии как двудомных растений, так и гинодиэцичных форм. По другим признакам, указанным Поярковой, виды этих родов практически неразличимы.

Морфологически от остальных видов *Kudrjaschevia* наиболее резко обособлен *K. jacubii.* Этот вид, помимо жизненной формы и редукции пары пыльников, отличается прямой трубкой чашечки с прямым зевом, кистевидным соцветием, своеобразными железистыми волосками с яйцевидной головкой, покрывающими части соцветия, и гладкими блестящими эремами. По этим признакам *K. jacubii* близок к представителям секции *Micronepeta* Benth. рода *Nepeta. K. jacubii* отличается от среднеазиатских видов этой секции (*N. bracteata* Benth., *N. pungens* Benth., *N. saturejoides* Boiss., *N. daënensis* Boiss.), однако по форме соцветия, чашечки и характеру опушения генеративных органов сравним с западноиранским видом *N. petraea* Benth., который имеет более густое опушение листьев, более плотные ложные мутовки и острые (а не заостренные) зубцы чашечки. На основании изложенного выше мы пришли к заключению о том, что род *Kudrjaschevia* является синонимом рода *Nepeta.* Принимая точку зрения В. И. Липского (1904) о родовой принадлежности этого комплекса видов, мы относим *N. jacubii* Lipsky к секции *Micronepeta*, а остальные виды — к отдельной секции *Kudrjaschevia* (Pojark.) A. Budantz. Виды этой секции составляют две группы

родства, которые соответствуют сериям *Nadinaeanae* Pojark. и *Allotrichae* Pojark. в системе рода, предложенной Поярковой (1954б). К первой группе относятся наскальные близкородственные виды *N. nadinae* Lipsky и *N. grubovii* (Koczk.) A. Budantz., которые отличаются от видов второй группы более тонкими побегами и листьями, а также рыхлым и длинным (особенно у *N. grubovii*) опушением побегов, состоящим из многоклеточных простых и железистых волосков. Из видов второй группы *N. pojarkoviae* (Ikonn.) A. Budantz., известный из долины р. Бартанг, также относится к литофитам, а полиморфный и более широко распространенный *N. korshinskyi* Lipsky произрастает на каменистых склонах, осыпях и галечниках.

В системе рода *Nepeta* секция *Kudrjaschevia* занимает положение, близкое к положению секций *Spicatae* (Benth.) Pojark. и *Sparthonepeta* (Briq.) Rech. f. Виды секции *Spicatae*, дериватом которой, по-видимому, является секция *Micronepeta*, связаны с китайскими видами секции *Macronepeta*, наиболее близкими к исходному типу рода. Многие виды секции *Sparthonepeta*, куда входят ксерофильные полукустарнички, распространенные главным образом в Кашмире и Гиндукуше, по форме листьев, характеру опушения, форме соцветия, а также по скульптуре поверхности эрем имеют немало общих черт с видами секции *Kudrjaschevia*. В то же время виды секции *Sparthonepeta*, по нашему мнению, морфологически тесно связаны с видами секции *Capituliferae* (Benth.) Pojark., ареал которой ограничен на западе Гиндукушем, а на востоке — Кашмиром, а также преимущественно с анатолийскими видами из секций *Macrostegiae* (Boiss.) Rech. f. и *Setanepeta* A. Budantz. Таким образом, в восточной части ареала рода *Nepeta* (Памиро-Алай, Гиндукуш, Кашмир) наряду с двумя основными линиями дифференциации этого рода, стержневыми участками которых являются секции *Spicatae* и *Sparthonepeta*, прослеживается еще одна ветвь развития, которая представлена видами секции *Kudrjaschevia*.

Далее приведен конспект рода *Nepeta* в полном объеме, являющийся результатом частично опубликованной таксономической ревизии видов этого рода (Буданцев, 1990а,б, 1991а,б, 1992а—в). В конспект включено 212 видов, составляющих 19 секций.

Род *Nepeta* L. Sp. Pl.: 570, p. p.; Benth. 1834, Lab. Gen. Sp.: 464, p. p.; idem, 1848, in DC., Prodr. 12 : 370, p. p.; Briq. 1986, in Engler und Prantl, Nat. Pflanzenfam. 4, 3a : 235.

Лектотип: *N. cataria* L.

Ложные мутовки или полузонтики плотные или расставленные, образующие колосовидные, яйцевидные или кистевидные соцветия. Чашечка трубчатая, цилиндрическая или обратноконическая, правильная, неясно или резко двугубая; трубка прямая или согнутая, изнутри голая, в зеве прямая или скошенная, между зубцами без желваков; зубцы от треугольных до шиловидных, острые или заостренные; венчик синий, фиолетовый, розовый, желтоватый или палевый; трубка короче или длиннее чашечки, к отгибу постепенно либо более или менее резко расширенная; верхняя губа прямая или согнутая; средняя лопасть нижней губы широко обратнояйцевидная, плоская, выпуклая или бокаловидно вогнутая, по краю волнистая или цельнокрайная; фертильных тычинок 4 или 2 верхних; тычинки короче венчика, нити параллельные; гнезда пыльников расходящиеся на 180°, гладкие, пыльники одинаковые или у нижних тычинок меньших размеров; у двудомных растений тычиночные цветки с редуцированным столбиком. Эремы продолговатые или эллиптические, гладкие, морщинистые, ячеистые, сетчатые, бугорчатые или шиповатые, голые или в верхней части опушенные, к основанию суженные, на верхушке закругленные или острые; рубчик латеральный, дугообразный или прямой. Многолетние, однолетние травы или полукустарнички; стебли прямые или восходящие; листья цельные. 2n = 14, 16, 18, 30, 32, 34, 36, 54.

Секция 1. *Macronepeta* Benth. 1834, Lab. Gen. Sp.: 482; idem, 1848, in DC., Prodr. 12 : 387; Пояpк. 1954, Фл. СССР, 20 : 341; C. Y. Wu et Huang, 1977, Fl. Reip. Pop. Sin. 65, 2 : 284, p. p. — Sect. *Tibetinepeta* C. Y. Wu et Hsuan, 1977, Fl. Reip. Pop. Sin. 65, 2 : 588.

Лектотип: *N. sibirica* L. (=*N. macrantha* Fisch. ex Benth.) (Гладкова, 1978).

Соцветия колосовидные или кистевидные, ложные мутовки или полузонтики расставленные или сближенные. Прицветники линейно-ланцетные или ланцетные, короче чашечки. Чашечка двугубая; трубка прямая или слабо согнутая; зубцы верхней губы треугольно-ланцетные, ланцетные; зубцы нижней губы линейно-ланцетные, острые или заостренные; венчик крупный, синий, белый, розоватый, желтый; трубка едва или значительно длиннее чашечки; средняя лопасть нижней губы выпуклая. Эремы ячеисто-сетчатые, на верхушке голые или волосистые. Многолетние травы; стебли простые или разветвленные; листья на черешках или сидячие.

Виды: *N. wilsoni* Duthie (=*N. prattii* Lévl.), *N. sibirica* L., *N. stewartiana* Diels (=*N. tenuifolia* Diels, ?*N. membranifolia* C. Y. Wu), *N. veitchii* Duthie (=*N. souliei* Lévl.), **N. yesoensis (Franch. et Savat.) A. Budantz. comb. nov.** (*N. subsessilis* Maxim. var. *yesoensis* Franch. et Savat. 1879, Enum. Pl. 2 : 464), *N. manchuriensis* S. Moore (=*N. koreana* Nakai), *N. subsessilis* Maxim., *N. staintonii* Hedge (=*N. jomdaensis* H. W. Li), *N. hemsleyana* Oliv. ex Prain (=*N. angustifolia* C. Y. Wu), *N. govaniana* (Wall. ex Benth.) Benth., *N. erecta* (Royle ex Benth.) Benth., *N. leucolaena* Benth. (=*N. salviaefolia* Royle ex Benth.), *N. glechomifolia* (Dunn) Hedge, *N. formosa* Kudr., *N. consanguinea* Pojark., *N. gontscharovii* Kudr.

Секция *Macronepeta* наиболее богато представлена в Юго-Западном Китае, в особенности в Восточном Тибете и Юньнань-Гуйчжоуском нагорье в пределах провинций Юньнань и Сычуань. Некоторые виды встречаются на Дальнем Востоке, включая Маньчжурию, север Кореи и Японию (*N. manchuriensis* и *N. subsessilis*). Ряд видов распространен в горной Средней Азии, Восточном Афганистане и в Кашмире; здесь эти виды образуют самостоятельные группы родства, за исключением *N. govaniana*, близкого к видам Китая, Сибири и Дальнего Востока. Морфологически секция *Macronepeta* весьма разнообразна. К наиболее характерным признакам ее видов относятся довольно крупный венчик с выпуклой центральной лопастью нижней губы, ячеисто-сетчатые эремы, как правило, крупные, сравнительно слабо опушенные листья, а также двугубая чашечка. При этом крупнолистность, и в особенности крупноцветковость, столь характерные для большинства китайских видов, в меньшей степени проявляются у среднеазиатских (*N. formosa, N. gontscharovii, N. consanguinea*) и гиндукушско-пригималайских (*N. leucolaena, N. glechomifolia*) видов. Последние, кроме того, отличаются и более густо опушенными листьями.

Достаточно резкое морфологическое различие между зубцами верхней и нижней губы чашечки практически отсутствует у видов других секций рода *Nepeta* L., за исключением лишь представителей секции *Schizocalyx* Pojark., у которых трубка чашечки разделена продольной щелью. Двугубая чашечка характерна и для видов рода *Dracocephalum* L., один из центров видового разнообразия которого также расположен в Юго-Западном Китае. Примечательно, что большая часть видов как *Dracocephalum*, так и *Nepeta*, произрастающих на территории, ограниченной горными районами северо-запада Юньнани и юго-востока Сычуани, представляет макрофильные линии их эволюции. По форме и размерам листьев, характеру опушения, форме чашечки и венчика виды секции *Macronepeta* рода *Nepeta* и виды секции *Calodracon* Benth. рода *Dracocephalum* имеют настолько много общего, что границы между этими родами здесь практически сливаются (неслучайно поэтому такие виды, как *N. sibirica, N. prattii, N. stewartiana, N. tenuiflora, N. glechomifolia* и др., неоднократно переносились из одного рода в другой). По-видимому, китайские виды секции *Macronepeta*, а также виды секции *Calodracon* рода *Dracocephalum* являются дериватами одного

предкового типа. В дальнейшем расселение и развитие этих родов происходили в разных направлениях. Так, род *Dracocephalum* в большей степени характерен для высокогорий Сибири, Средней Азии и в меньшей степени — для Средиземноморья, виды которого приурочены к микротермным условиям обитания. Род *Nepeta* наиболее разнообразно представлен в Средиземноморье и в Юго-Западной Азии, где его виды произрастают в основном в составе петрофитных, степных и луговых группировок среднегорий.

Секция 2. *Appendicula* C. Y. Wu et Hsuan, 1977, Fl. Reip. Pop. Sin. 65, 2 : 588.

Тип: *N. everardii* S. Moore.

Соцветия кистевидные, полузонтики расставленные. Прицветники линейно-ланцетные, короче чашечки. Чашечка неясно двугубая; трубка прямая, в зеве скошенная; зубцы треугольно-яйцевидные или треугольно-ланцетные, острые, снаружи и изнутри щетинистые; венчик сине-фиолетовый с трубкой в 1.5—2 раза длиннее чашечки; средняя лопасть нижней губы вогнутая. Эремы четкообразные или бугорчатые, на верхушке голые. Многолетние травы; стебли простые или в верхней части разветвленные; листья сидячие или на черешках.

Виды: *N. fordii* Hemsl., *N. everardii* S. Moore, *N. dentata* C. Y. Wu et Hsuan (=*N. atroviridis* C. Y. Wu et Hsuan), *N. sessilis* C. Y. Wu et Hsuan, *N. sungpanensis* C. Y. Wu et Hsuan.

Небольшая по объему, но весьма своеобразная секция *Appendicula* ограничена на западе своего ареала Тибетским нагорьем, а на востоке — прибрежными районами Китая. Для видов этой секции наиболее характерными признаками являются продолговатое соцветие из расставленных полузонтиков, число цветков в которых постепенно уменьшается по направлению к верхушке главной оси, форма, и в особенности характер опушения чашечки со щетинистыми зубцами и коротковолосистой трубкой.

Секция 3. *Glechomanthe* Pojark. 1954, Фл. СССР, 20 : 517, p. p., quoad subsect. *Callistegiae* Pojark.; C. Y. Wu et Huang, 1977, Fl. Reip. Pop. Sin. 65, 2 : 275, p. p.; Rech. f. 1982, Fl. Iran. 150 : 113, p. p.

Тип *N. longibracteata* Benth.

Соцветия плотные, яйцевидные или шаровидные, ложные мутовки сидячие. Прицветники окрашенные, нижние продолговато-обратнояйцевидные, на верхушке зубчатые или закругленные, верхние от ланцетных до нитевидных, постепенно заостренные, длиннее чашечки. Чашечка неясно двугубая; трубка прямая, в зеве скошенная; зубцы линейно-ланцетные, заостренные, равны трубке или короче ее; венчик синий; трубка в 1.5—2 раза длиннее чашечки; верхняя губа венчика короткая, с лопастями, равными или почти равными боковым лопастям нижней губы; средняя лопасть нижней губы выпуклая. Эремы ямчатые, на верхушке голые. Многолетние травы; стебли приподнимающиеся, разветвленные от основания; листья на черешках.

Виды: *N. longibracteata* Benth., *N. lipskyi* Kudr.

Описывая секцию *Glechomanthe*, Пояркова (1954а) отнесла к ней 5 среднеазиатско-гималайских видов, которые составили 3 подсекции: *Callistegiae* Pojark. (*N. longibracteata, N. lipskyi*), *Brachystegiae* Pojark. (*N. glutinosa* Benth.) и *Catantherae* Pojark. (*N. subhastata* Regel, *N. knorringiana* Pojark.). В примечании к секции подчеркивается, во-первых, связь ее представителей с видами рода *Glechoma* L., в особенности по деталям строения венчика (длинные трубка и боковые лопасти нижней губы, пыльники, расходящиеся почти под прямым углом), во-вторых, близость видов *Glechomanthe* с видами секций *Spicatae* и *Micronepeta* рода *Nepeta*. По нашему мнению, связь *Glechoma* и *Nepeta* более четко проявляется при сравнении видов других секций последнего, а именно *Micranthae* и *Macronepeta*, если учесть, что величина угла расхождения пыльников

варьирует у обоих родов. Виды *N. longibracteata* и *N. lipskyi* имеют ряд общих признаков с некоторыми видами рода *Dracocephalum*, в особенности с представителями секции *Keimodracon* Benth. Помимо габитуального сходства, обусловленного, по-видимому, однотипностью их местообитаний (преимущественно каменистые осыпи высокогорий), наиболее характерным признаком этих видов являются своеобразные крупные, клиновидные, на верхушке зубчатые или цельнокрайные прицветники (особенно в нижней части соцветия), которые довольно резко отличаются от верхних стеблевых листьев. Этот признак встречается и у видов других секций рода *Dracocephalum*, но отсутствует у большинства представителей рода *Nepeta*.

Соглашаясь с точкой зрения Поярковой в отношении границ групп родства внутри секции *Glechomanthe*, которые соответствуют подсекциям, мы пришли к выводу о разнородности состава секции в целом. Поскольку морфологическая дифференциация подсекций развита гораздо сильнее по сравнению с числом признаков, их объединяющих, мы предлагаем рассматривать подсекции *Callistegiae, Brachystegiae* и *Catantherae* в ранге секций.

Секция 4. Brachystegiae (Pojark.) A. Budantz. comb. nov. — Sect. *Glechomanthe* Pojark. subsect. *Brachystegiae* Pojark. 1954, Фл. СССР, 20 : 306.

Тип: *N. glutinosa* Benth.

Соцветия продолговатые, ложные мутовки сидячие или на коротких ножках, расставленные. Прицветники линейно-ланцетные, острые или коротко заостренные, короче чашечки. Чашечка неясно двугубая; трубка прямая, в зеве скошенная; зубцы треугольно-ланцетные, ланцетные, коротко заостренные, короче трубки; венчик синий; трубка в 2 раза длиннее чашечки; верхняя губа прямая или слабо вогнутая; боковые лопасти короткие, соразмерные с боковыми лопастями нижней губы; средняя лопасть нижней губы выпуклая. Эремы сетчатые, на верхушке голые. Многолетние травы; стебли прямые, ветвистые от основания; листья сидячие.

Виды: *N. glutinosa* Benth., *N. adenophyta* Hedge.

По характеру соцветия, форме чашечки и густому железистому опушению виды этой секции наиболее близки к видам рода *Lophanthus* Adans.

Секция 5. Catantherae (Pojark.) A. Budantz. comb. nov. — Sect. *Glechomanthe* Pojark. subsect. *Catantherae* Pojark. 1954, Фл. СССР, 20 : 517.

Тип: *N. subhastata* Regel.

Соцветия рыхлые либо в верхней части более или менее плотные, цветки собраны в ложные мутовки на коротких ножках или в полузонтики. Прицветники линейно-шиловидные, короче чашечки. Чашечка неясно двугубая; трубка прямая, в зеве скошенная; зубцы треугольно-ланцетные, постепенно заостренные, короче трубки; венчик розовый; трубка в 2—2.5 раза длиннее чашечки; средняя лопасть нижней губы выпуклая. Эремы плоскобугорчатые, на верхушке голые. Многолетние травы; стебли прямые, ветвистые от основания; листья сидячие или на коротких черешках.

Монотипная секция.

Секция 6. *Spicatae* (Benth.) Pojark. 1954, Фл. СССР, 20 : 312, p. p.; А. Буданц. 1990, Бот. журн. 75, 7 : 1007. — Sect. *Pycnonepeta* Benth. § *Spicatae* Benth. 1848, in DC., Prodr. 12 : 371.

Лектотип: *N. laevigata* (D. Don) Hand.-Mazz. (=*N. spicata* Benth.) (Буданцев, 1990б).

Соцветия колосовидные, яйцевидные, шаровидные, ложные мутовки сближенные или расставленные, сидячие или на коротких ножках. Прицветники от яйцевидно-эллиптических до шиловидных, короче чашечки или равны ей. Чашечка правильная или неясно двугубая; трубка прямая, в зеве прямая или скошенная; зубцы от треугольно-ланцетных до линейно-ланцетных, острые или

заостренные, равны трубке или короче ее; венчик синий, фиолетовый, палевый; трубка равна чашечке или в 1.5—2 раза длиннее ее; средняя лопасть нижней губы вогнутая или выпуклая. Эремы гладкие или сетчато-ямчатые, на верхушке голые или волосистые. Многолетние травы; стебли прямые или восходящие, ветвистые от основания; листья на черешках или сидячие.

Виды: *N. coerulescens* Maxim. (=*N. thomsonii* Benth. ex Hook. f.), *N. connata* Royle ex Benth., *N. linearis* Royle ex Benth., *N. laevigata* (D. Don) Hand.-Mazz., *N. lamiopsis* Benth. ex Hook. f., *N. campestris* Benth., *N. nervosa* Royle ex Benth., *N. elliptica* Royle ex Benth., *N. discolor* Royle ex Benth. (=*N. duthiei* Prain et S. K. Mukerjee, *N. taxkorganica* Y. F. Chang), *N. eriostachys* Benth., *N. kurramensis* Rech. f., *N. raphanorhiza* Benth., *N. podostachys* Benth. — subsp. *podostachys* (=*N. kandagarica* Kudr.), **subsp. paulsenii (Briq.) A. Budantz. comb. nov.** (*N. paulsenii* Briq. 1908, Bot. Tidsskr. 28 : 235, =*N. koelzii* Rech. f., *N. oblanceolata* Rech. f.), subsp. *darwasica* A. Budantz., *N. subincisa* Benth., *N. polyodonta* Rech. f., *N. assurgens* Hausskn. et Bornm., *N. pubescens* Benth. (=*N. uberrima* Rech. f.), *N. barfakensis* Rech. f., *N. tyttantha* Pojark., *N. alatavica* Lipsky, *N. rivularis* Bornm., *N. clarkei* Hook. f., *N. bucharica* Lipsky, *N. schugnanica* Lipsky, *N. odorifera* Lipsky, *N. maussarifi* Lipsky, *N. mariae* Regel, *N. kokamirica* Regel (=*N. transiliensis* Pojark.), *N. zandaensis* H. W. Li, *N. densiflora* Kar. et Kir., *N. grata* Benth., *N. paucifolia* S. K. Mukerjee, *N. pamirensis* Franch., *N. kokanica* Regel, *N. pseudokokanica* Pojark., *N. crispa* Willd. (=*N. asterotricha* Rech. f.), *N. chionophila* Boiss. et Hausskn. (*N. menthoides* Boiss. et Buhse), *N. pogonosperma* Jamzad et Assadi.

В опубликованном ранее обзоре (Буданцев, 1990б) в составе секции *Spicatae* рассматривался 31 вид. Дальнейшее изучение систематики рода *Nepeta* позволило несколько изменить и расширить видовой состав этой секции за счет ряда гималайско-кашмирских видов (*N. connata, N. coerulescens, N. paucifolia, N. grata, N. kurramensis*) и группы иранских видов, близких к *N. crispa* (*N. chionophila, N. pogonosperma*). Эти изменения связаны прежде всего с уточнением границ других надвидовых категорий рода в процессе его таксономической ревизии. Так, *N. coerulescens*, который имеет чашечку с сильно скошенным зевом, во «Флоре Китая» (Wu, Huang, 1977) числится в составе секции *Macronepeta*; он отличается от видов последней плотным соцветием, крупными прицветниками и мелкими цветками. При этом следует отметить, что связь между секциями *Spicatae* и *Macronepeta* несомненна. Она прослеживается как у *N. coerulescens*, так и у *N. connata*, который отличается крупным венчиком (до 2.5 см дл.), что характерно для большинства видов *Macronepeta*, а также плотным соцветием и чашечкой с прямой трубкой, в зеве не скошенной, что встречается у видов, близких к *N. laevigata* и *N. podostachys* Benth. Близость этих секций проявляется и при сравнении среднеазиатских видов *N. formosa* (секция *Macronepeta*) с видами, родственными *N. bucharica*.

В процессе изучения видов этой секции мы пришли к выводу о нецелесообразности выделения рядов (серий), принятых Поярковой (1954а), Wu, Huang (1977) и мною (Буданцев, 1990б), поскольку практически между всеми выделенными сериями видов существуют переходы, что во многом снижает значение рядов как таксонов. На наш взгляд, в данном случае предпочтительнее оперировать группами родства без определенного таксономического ранга, центрами которых среди представителей секции *Spicatae* являются *N. laevigata, N. podostachys*, *N. pubescens*, *N. bucharica*, *N. mariae*, *N. pamirensis* и *N. crispa*. В группу родства *N. laevigata* входят виды, распространенные главным образом в Западных Гималаях, Тибете и на востоке Афганистана (*N. connata, N. lamiopsis, N. campestris, N. elliptica, N. linearis, N. nervosa, N. discolor* и близкий к нему *N. eriostachys*). В Афганистане и Кашмире эта группа постепенно замещается видами, сконцентрированными вокруг *N. podostachys* (*N. subincisa, N. polyodonta, N. assurgens*), к которому примыкает

N.raphanorhiza Benth. Виды секции *Spicatae* со скошенной в зеве чашечкой встречаются в основном на территории Афганистана, Средней Азии и Восточного Казахстана. Сюда относятся мелкоцветковые *N. barfakensis, N. rivularis, N. tyttantha* и *N. alatavica*, которые в целом близки к *N. pubescens*. С этой группой тесно связаны комплекс среднеазиатских видов, близких к *N. bucharica* (*N. maussarifi, N. schugnanica, N. odorifera*), а также гиндукушско-пригималайский *N. clarkei*, который отличается от *N. bucharica* более рыхлыми соцветиями, острыми зубцами чашечки и более широкими прицветниками. На северо-восточной границе ареала секции *Spicatae* встречаются виды группы родства *N. mariae*, куда входят *N. kokamirica* и *N. densiflora*, который доходит до Юго-Западного Алтая и Монголии. Виды с шаровидными или яйцевидными соцветиями образуют еще одну группу с участием *N. pamirensis, N. paucifolia, N. kokanica* Regel и *N. pseudokokanica* Pojark. На территории Ирана секция *Spicatae* представлена значительно беднее. Помимо *N. assurgens* и *N. rivularis*, распространенных на юго-востоке этой страны, здесь встречаются лишь виды, близкие к *N. crispa*, которые отличаются скошенной в зеве чашечкой, продолговатым соцветием и опушением, составленным ветвистыми волосками. Обособленное положение занимают *N. coerulescens* и *N. kurramensis*, который, по-видимому, стоит между секциями *Spicatae* и *Capituliferae* (Benth.) Pojark.

Секция 7. *Micronepeta* Benth. 1848, in DC., Prodr. 12 : 394; А. Буданц. 1992, Бот. журн. 77, 6 : 86. — Gen. *Kudrjaschevia* Pojark. 1953, Бот. матер. (Ленинград), 15 : 275, p. min. p.

Лектотип: *N. bracteata* Benth. (Буданцев, 1992б).

Соцветия продолговатые, яйцевидные, колосовидные или кистевидные, ложные мутовки плотные или расставленные, сидячие или на коротких ножках. Прицветники от линейно-шиловидных до эллиптически-ланцетных, короче чашечки или равны ей. Чашечка правильная; трубка прямая, в зеве прямая; зубцы от шиловидных до ланцетных, заостренные, изнутри или в основании голые или щетинистые; венчик синий, едва длиннее чашечки. Эремы гладкие, на верхушке голые. Однолетники; стебли прямые, разветвленные в основании, реже простые; листья на черешках.

Виды: *N. bracteata* Benth., *N. daënensis* Boiss., *N. nawarica* Rech. f., *N. spathulifera* Benth., *N. podlechii* Rech. f., *N. pungens* (Benth.) Benth., *N. saturejoides* Boiss., *N. petraea* Benth., *N. jacubii* Lipsky.

Секция 8. *Capituliferae* (Benth.) Pojark. 1954, Фл. СССР, 20 : 334; А. Буданц. 1991, Бот. журн. 76, 9 : 1318. — Sect. *Pycnonepeta* Benth. § *Capituliferae* Benth. 1848, in DC., Prodr. 12 : 379, p. p.

Лектотип: *N. floccosa* Benth. (Буданцев, 1991а).

Соцветия продолговатые или кистевидные, разветвленные, ложные мутовки сидячие, на коротких или длинных ножках. Прицветники линейно-ланцетные, короче чашечки. Чашечка неясно двугубая; трубка согнутая в зеве прямая или скошенная; зубцы треугольно-ланцетные, заостренные; венчик фиолетовый, лиловый, розоватый; трубка заключена в чашечку или длиннее ее. Эремы сетчатые, на верхушке голые. Многолетние травы; стебли ветвистые от основания; листья на черешках.

Подсекция 1. *Apodocephalae* Pojark. 1954, Фл. СССР 20 : 519; А. Буданц. 1991, Бот. журн. 76, 9 : 1319.

Ложные мутовки сидячие или на коротких ножках, соцветия продолговатые.

Тип: *N. ladanolens* Lipsky.

Виды: *N. olgae* Regel, *N. ladanolens* Lipsky.

Подсекция 2. *Podocephalae* Pojark. 1954, Фл. СССР, 20 : 518; А. Буданц. 1991, Бот. журн. 76, 9 : 1319.

Полумутовки на длинных цветоносах, соцветия разветвленные.

Тип: *N. floccosa* Benth.

Виды: *N. badachschanica* Kudr., *N. floccosa* Benth. — subsp. *floccosa* (=*N. alii* Jehan, *N. kunlunschanica* C. Y. Yang et B. Wang), subsp. *pseudofloccosa* (Pojark.) A. Budantz.

Секция 9. *Denudatae* (Briq.) A. Budantz. 1991, Бот. журн. 76, 9 : 1320.

Тип: *N. denudata* Benth.

Соцветия рыхлые, кистевидные или плотные, головчатые, ложные мутовки сидячие или на коротких ножках. Прицветники линейно-ланцетные, короче чашечки или длиннее ее. Чашечка неясно двугубая; трубка прямая, в зеве скошенная; зубцы линейно-ланцетные; венчик синий, фиолетовый; трубка короче или длиннее чашечки. Эремы сетчатые или складчато-ямчатые. Многолетние травы или полукустарнички; стебли ветвистые от основания или в средней и верхней частях; листья на черешках.

Виды: *N. denudata* Benth., *N. cephalotes* Boiss., *N. prostrata* Benth., *N. eremokosmos* Resch. f., *N. gloeocephala* Rech. f., *N. lasiocephala* Benth., *N. monocephala* Rech. f., *N. shahmirzadensis* Assadi et Jamzad, *N. supina* Stev. — subsp. *supina*, subsp. *buschii* (Sosn. et Manden.) Menitzky.

Секция 10. *Sparthonepeta* (Briq.) Rech. f. 1982, Fl. Iran. 150 : 164; А. Буданц. 1992, Бот. журн. 77, 10 : 57.

Лектотип: *N. glomerulosa* Boiss. (Буданцев, 1992б).

Соцветия колосовидные, продолговатые или яйцевидные, ложные мутовки сближенные или расставленные, сидячие или на коротких ножках. Прицветники от шиловидных до яйцевидно-эллиптических, острые или заостренные, короче чашечки или длиннее ее. Чашечка неясно двугубая; трубка согнутая, в зеве скошенная; зубцы треугольно-ланцетные, заостренные; венчик белый, палевый, фиолетовый, лиловый, розоватый; трубка короче чашечки или длиннее ее. Эремы плоско-бугорчатые, на верхушке голые. Полукустарнички или многолетние травы; стебли простые или разветвленные; листья на коротких черешках.

Подсекция 1. *Griseae* A. Budantz. 1992, Бот. журн. 77, 10 : 59.

Тип: *N. distans* Royle ex Benth.

Соцветия плотные, продолговатые или яйцевидные, ложные мутовки сидячие или почти сидячие. Прицветники линейно-ланцетные; венчик палевый или лиловый.

Виды: *N. mollis* Benth., *N. distans* Royle ex Benth. (=*N. prainii* Duthie), *N. ciliaris* Wall. ex Benth., *N. griffithii* Hedge, *N. freitagii* Rech. f., *N. schmidii* Rech. f., *N. amicorum* Rech. f., *N. lagopsis* Benth., *N. paktiana* Rech. f.

Подсекция 2. *Rugosae* A. Budantz. 1992, Бот. журн. 77, 10 : 61.

Тип: *N. rugosa* Benth.

Ложные мутовки расставленные, на ножках или сидячие. Прицветники эллиптически-ланцетные, ланцетные, по форме и размерам подобные верхним стеблевым листьям; венчик фиолетовый или розовый.

Виды: *N. rugosa* Benth., *N. brachyantha* Rech. f., *N. suavis* Stapf.

Подсекция 3. *Psilostegiae* Prain, 1891, Journ. As. Soc. Bengal. 60, 2 : 206.

Тип: *N. bellevii* Prain.

Соцветия продолговатые, более или менее плотные, ложные мутовки сидячие. Прицветники яйцевидно-ланцетные, перепончатые, равны чашечке или длиннее

ее; венчик однотонный, розоватый либо с желтой или кремовой верхней губой и пурпурно-фиолетовой нижней губой.
Монотипная подсекция.

Подсекция 4. *Glomerulosae* A. Budantz. 1992, Бот. журн. 77, 10 : 62.
Тип: *N. glomerulosa* Boiss.
Ложные мутовки расставленные, сидячие. Прицветники эллиптически-ланцетные или яйцевидные, по краю окаймленные, равны чашечке или немного короче ее; венчик белый, светло-розовый или сине-фиолетовый.
Виды: *N. glomerulosa* Boiss. — subsp. *glomerulosa*, subsp. *ghorana* (Rech. f.) A. Budantz., subsp. *carmanica* (Bornm.) Rech. f., *N. praetervisa* Rech. f.

Секция 11. **Kudrjaschevia (Pojark.) A. Budantz. comb. nov.** — Gen. *Kudrjaschevia* Pojark. 1953, Бот. матер. (Ленинград), 15 : 275, p. max. p.; Поярк. 1954, Фл. СССР, 20 : 474, p. max. p.
Тип: *N. korshinskyi* Lipsky.
Соцветия головчатые или колосовидные, ложные мутовки сближенные или расставленные. Прицветники линейно-ланцетные, короче чашечки. Чашечка неясно двугубая; трубка прямая, в зеве скошенная; зубцы линейно-ланцетные, острые или заостренные; венчик синий или голубой; трубка равна чашечке или немного длиннее ее; передние тычинки с более мелкими пыльниками. Эремы плоскобугорчатые, на верхушке голые. Многолетние травы или полукустарнички; стебли прямые; листья сидячие или на коротких черешках.
Виды: *N. korshinskyi* Lipsky (*Kudrjaschevia allotricha* Pojark.), **N. pojarkoviae (Ikonn.) A. Budantz. comb. nov.** (*Kudrjaschevia pojarkoviae* Ikonn. 1972, Нов. сист. высш. раст. 9 : 300), **N. grubovii (Koczk.) A. Budantz. comb. nov.** (*Kudrjaschevia grubovii* Koczk. 1986, Фл. ТаджССР, 8 : 483), *N. nadinae* Lipsky.

Секция 12. *Macrostegiae* (Boiss.) Rech. f. 1982, Fl. Iran. 150 : 174; А. Буданц. 1991, Бот. журн. 76, 11 : 1601.
Лектотип: *N. italica* L. (Буданцев, 1991б).
Соцветия продолговатые, рыхлые либо в верхней части более или менее плотные, колосовидные, ложные мутовки сидячие или на коротких ножках. Прицветники от линейных до продолговато-эллиптических, короче чашечки или длиннее ее. Чашечка неясно двугубая или правильная; трубка прямая или согнутая, в зеве прямая или слабо скошенная; зубцы ланцетные, треугольно-ланцетные, острые; венчик желтый, кремовый или белый; трубка короче чашечки или длиннее ее. Эремы бугорчатые или шиповатые, на верхушке голые или волосистые. Полукустарнички или многолетние травы; стебли прямые или восходящие, ветвистые от основания; листья на коротких черешках.
Виды: *N. italica* L. — subsp. *italica*, subsp. *rigidula* A. Budantz., subsp. *cadmea* (Boiss.) A. Budantz., *N. sheilae* Hedge et King., *N. sulphuliflora* P. H. Davis, *N. flavida* Hub.-Mor., *N. sibthorpii* Benth., *N. sphaciotica* P. H. Davis, *N. camphorata* Boiss. et Heldr., *N. isaurica* Boiss. et Heldr., *N. phyllochlamis* P. H. Davis.

Секция 13. *Orthonepeta* Benth. 1834, Lab. Gen. Sp.: 485; idem, 1848, in DC., Prodr. 12 : 386, p. p. — Sect. *Eunepeta* Boiss. § *Orthonepeta* Briq. 1896, in Engler und Prantl, Nat. Pflanzenfam. 4, 3a : 238. — Sect. *Eunepeta* Boiss. § *Stenostegiae* Boiss. 1879, Fl. Orient. 4 : 652, p. min. p.
Лектотип: *N. nuda* L. (Гладкова, 1978).
Соцветия кистевидные, полузонтики расставленные. Прицветники от продолговато-яйцевидных до линейно-ланцетных, короче чашечки. Чашечка правильная; зубцы линейно-ланцетные, ланцетные, острые; венчик светло-фиолетовый, красноватый, желтый, белый; трубка короче чашечки или немного длиннее

ее. Эремы бугорчатые, на верхушке голые или волосистые. Многолетние травы; стебли прямые; листья сидячие или на коротких черешках.

Виды: *N. nuda* L. — subsp. *nuda* (*N. pannonica* L., *N. violacea* L., *N. coerulea* Ait.), subsp. *glandulifera* Hub.-Mor. et P. H. Davis, *N. cantabrica* Ubera et Valdés, *N. sanabrinensis* Losa, *N. latifolia* DC., *N. sulphurea* C. Koch — subsp. *sulphurea*, **subsp. lydiae (P. H. Davis) A. Budantz. comb. nov.** (*N. nuda* L. subsp. *lydiae* P. H. Davis, 1952, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 21, 1 : 66), *N. komarovii* E. Busch, *N. bodeana* Bunge (=*N. sintenisii* Bornm.), **N. rubella A. Budantz. nom. nov.** (=*N. virgata* C. Y. Wu et Hsuan, 1977, Fl. Reip. Pop. Sin. 65, 2 : 590, non C. Koch, 1848, Linnaea, 21 : 676).

Секция 14. *Nepeta.* — А. Буданц. 1992, Бот. журн. 77, 1 : 115.

Тип: тип рода.

Соцветия продолговатые, колосовидные или кистевидные, цветки собраны в полузонтики или ложные мутовки, сближенные или расставленные. Прицветники линейно-ланцетные или шиловидные, короче чашечки. Чашечка неясно двугубая; трубка прямая или согнутая, в зеве слабо или сильно скошенная; зубцы ланцетные, треугольно-ланцетные, острые или заостренные; венчик синий, розовый, палевый; трубка короче чашечки или в 1.5—2 раза длиннее ее; средняя лопасть нижней губы вогнутая. Эремы бугорчатые, шиповатые или сетчатые, на верхушке голые. Многолетние травы с прямыми или восходящими, простыми или разветвленными стеблями; листья на черешках.

Подсекция 1. *Nepeta.* — Subsect. *Leiocarpae* Pojark. 1954, Фл. СССР, 20 : 520.

Эремы сетчатые.

Тип: тип рода.

Монотипная подсекция.

Подсекция 2. *Betonicifoliae* A. Budantz. 1992, Бот. журн. 77, 1 : 118.

Тип: *N. betonicifolia* C. A. Mey.

Чашечка с прямой трубкой, в зеве слабо скошенная; зубцы одинаковые. Эремы бугорчатые или шиповатые.

Виды: *N. elymaitica* Bornm., *N. autraniana* Bornm., *N. persica* Boiss., *N. kotschyi* Boiss., *N. betonicifolia* C. A. Mey. — subsp. *betonicifolia*, subsp. *strictifolia* (Pojark.) Menitzky, *N. alaghezi* Pojark.

Подсекция 3. *Tuberculatae* Pojark., 1954, Фл. СССР, 20 : 520.

Тип: *N. grandiflora* Bieb.

Чашечка с согнутой трубкой, в зеве сильно скошенная; верхние зубцы короче нижних. Эремы бугорчатые или шиповатые.

Виды: *N. grandiflora* Bieb., *N. zangezura* Grossh., *N. cyanea* Stev. — subsp. *cyanea*, subsp. *biebersteiniana* (Pojark.) A. Budantz., *N. racemosa* Lam. — subsp. *racemosa*, subsp. *haussknechtii* (Bornm.) A. Budantz., subsp. *crassifolia* (Boiss. et Buhse) A. Budantz., *N. stenantha* Kotschy et Boiss., *N. longiflora* Vent., *N. sudanica* F. W. Andrews, *N. deflersiana* Schweinf., *N. woodiana* Hedge, *N. curviflora* Boiss., *N. azurea* R. Br. ex Benth., *N. biloba* Hochst. ex Benth., *N. atlantica* Ball., *N. barbara* Maire, *N. nepetella* L. — subsp. *nepetella*, subsp. *aragonensis* (Lam.) Ubera et Valdés, *N. amethystina* Poiret — subsp. *amethystina*, subsp. *microglandulosa* J. Molero, subsp. *mallophora* (Webb et Heldr.) Ubera et Valdés, *N. boissieri* Willk., *N. agrestis* Loisel.

Секция 15. *Micranthae* (Boiss.) Pojark. 1954, Фл. СССР, 20 : 380; А. Буданц. 1992, Бот. журн. 77, 6 : 79.

Тип: *N. micrantha* Bunge.

Соцветия кистевидные или колосовидные, от продолговатых до головчатых, ложные мутовки или полузонтики сближенные или расставленные. Прицветники

от линейных до широкояйцевидных или лопатчатых, короче чашечки или равны ей. Чашечка неясно двугубая; трубка прямая или согнутая, в зеве скошенная; зубцы от линейных до яйцевидно-ланцетных, длинно или коротко заостренные, изнутри или в основании щетинистые; венчик синий, пурпурный, розоватый, едва или в 2 раза длиннее чашечки. Эремы бугорчатые или шиповатые, на верхушке голые. Однолетники, двулетники; стебли прямые, простые или разветвленные; листья на черешках.

Подсекция 1. *Micranthae* Boiss. 1879, Fl. Orient. 4 : 639; А. Буданц. 1992, Бот. журн. 77, 6 : 81.

Тип: *N. micrantha* Bunge.

Трубка чашечки согнутая; зубцы треугольно-ланцетные, треугольные.

Виды: *N. graciliflora* Benth., *N. hindostana* (Roth) Haines, *N. micrantha* Bunge, *N. meyeri* Benth., *N. amoena* Stapf, *N. saccharata* Bunge, *N. humilis* Benth., *N. santoana* M. Pop., *N. botschantzevii* Tschern., *N. eriosphaera* Rech. f., *N. mirzajanii* Rech. f. et Esfand., *N. ispahanica* Boiss., *N. eremophyla* Hausskn. et Bornm., *N. bornmulleri* Hausskn., *N. rechingeri* Hedge.

Подсекция 2. *Planidentatae* A. Budantz. 1992, Бот. журн. 77, 6 : 84.

Тип: *N. wettsteinii* H. Braun.

Трубка чашечки прямая; зубцы ланцетные.

Виды: *N. fissicalyx* Rech. f., *N. wettsteinii* H. Braun, *N. kurdica* Hausskn. et Bornm., *N. hymenodonta* Boiss., *N. koeieana* Rech. f., *N. bakthiarica* Rech. f., *N. straussii* Hausskn. et Bornm., *N. shiraziana* Boiss.

Секция 16. *Schizocalyx* (Boiss.) Pojark. 1954, Фл. СССР, 20 : 522; А. Буданц. 1990, Нов. сист. высш. раст. 27 : 122.

Тип: *N. teucriifolia* Willd. (=*N. fissa* C. A. Mey.).

Соцветия кистевидные или продолговатые, цветки собраны в полузонтики или в ложные мутовки, расставленные или сближенные. Прицветники линейно-ланцетные, короче чашечки; чашечка неясно двугубая; трубка прямая или согнутая, в зеве скошенная, с более или менее глубоким ланцетным или коротким линейным вырезом между зубцами нижней губы; зубцы от треугольно-ланцетных до линейно-ланцетных, острые или заостренные; венчик синий, сине-фиолетовый; трубка едва или в 2—3 раза длиннее чашечки; средняя лопасть нижней губы вогнутая. Эремы бугорчатые или шиповатые, на верхушке голые или волосистые. Многолетние травы; стебли простые или разветвленные; листья на коротких черешках.

Subsect. 1. Scissae A. Budantz. subsect. nov. — Cycl. *Fissae* Pojark. 1954, Фл. СССР, 20 : 394, descr. ross. — Calycis tubus late lanceolatus fissus, dentes acuti vel breve acuminati.

Typus: *N. teucriifolia* Willd.

Трубка чашечки с широким ланцетным вырезом; зубцы острые или коротко заостренные.

Тип: *N. teucriifolia* Willd.

Виды: *N. teucriifolia* Willd. — subsp. *teucriifolia* (=*N. fissa* C. A. Mey.), subsp. *daghestanica* (Pojark.) A. Budantz., subsp. *iberica* (Pojark.) A. Budantz., **subsp. carmanica (Bornm.) A. Budantz. comb. nov.** (*N. carmanica* Bornm. 1899, Bull. Herb. Boiss. 7 : 239, =*N. microphylla* Stapf, *N. gracilescens* Boiss.), *N. scrophularioides* Rech. f., *N. trautvetteri* Boiss. et Buhse, *N. longituba* Pojark., *N. macrosiphon* Boiss., *N. lamiifolia* Willd. (=?*N. bertramii* Aznav., ?*N. iodantha* Nab.), *N. obtusicrena* Boiss. et Kotschy ex Hedge, *N. baytopii* Hedge et Lamond.

Subsect. 2. Ciliciae A. Budantz. subsect. nov. — Calycis tubus anguste lineari fissus, dentes sensim acuminati.

Typus: *N. cilicia* Boiss. et Benth.

Трубка чашечки с узким линейным коротким вырезом; зубцы постепенно заостренные.

Тип: *N. cilicia* Boiss. et Benth.

Виды: *N. concolor* Boiss. et Heldr., *N. cilicia* Boiss. ex Benth., *N. glomerata* Montbr. et Auch. ex Benth., *N. septemcrenata* Ehrenb. ex Benth., *N. sorgerae* Hedge et Lamond ex P. H. Davis, *N. melissaefolia* Lam.

Опубликованный ранее обзор видов этой секции (Буданцев, 1990a) охватывал группу родства *N. teucriifolia*. В данном конспекте в секцию вошли и виды, близкие к *N. cilicia*, составляющие подсекцию *Ciliciae*. Ареал этой подсекции занимает преимущественно западную часть ареала секции *Schizocalyx* (от о-ва Крит до Юго-Западной Анатолии и Синайского п-ова). В целом такой объем секции *Schizocalyx* соответствует точке зрения Hedge (1962), который, однако, понимал группу родства *N. fissa* (*N. teucriifolia*) в еще более широком смысле, включая в нее и вид *N. trichocalyx* Greuter et Burdet, помещенный нами в отдельную секцию *Setanepeta*.

Возможно, к секции *Schizocalyx* относится и *N. janthinostegia* Freyn, известный лишь по единственному экземпляру из Каппадокии (Турция), для которого автор (Freyn, 1896) указывает вырез между зубцами нижней губы чашечки. Однако, по свидетельству Hedge и Lamond (1982), тип этого вида не был обнаружен.

Секция 17. *Setanepeta* A. Budantz. 1991, Бот. журн. 76, 11 : 1605.

Тип: *N. trichocalyx* Greuter et Burdet.

Соцветия колосовидные, ложные мутовки сидячие или почти сидячие, сближенные или в нижней части иногда расставленные. Прицветники длинно заостренные, короче или длиннее чашечки. Чашечка неясно двугубая; трубка прямая, в зеве скошенная; зубцы от узкотреугольных до линейно-шиловидных, длинно заостренные; венчик лиловый, фиолетовый, пурпурный или беловатый; трубка едва или в 1.5—2 раза длиннее чашечки. Эремы бугорчатые или шиповатые, на верхушке голые. Многолетние травы или полукустарнички; стебли прямые, простые или в верхней части ветвистые; листья на коротких черешках.

Виды: *N. caesarea* Boiss., *N. conferta* Hedge et Lamond, *N. crinita* Montbr. et Auch. ex Benth., *N. pabotii* Mouterde, *N. trichocalyx* Greuter et Burdet, *N. trachonitica* Post.

Секция 18. *Subinterruptae* (Benth.) Ubera et Valdés, 1983, Lagascalia, 12, 1 : 54. — Sect. *Pycnonepeta* Benth. § *Subinterruptae* Benth. 1848, in DC., Prodr. 12 : 374. — Sect. *Eunepeta* Boiss. § *Subinterruptae* (Benth.) Briq. 1896, in Engler und Prantl, Nat. Pflanzenfam. 4, 3a : 237.

Тип: *N. teydea* Webb et Berth.

Соцветия колосовидные, ложные мутовки сидячие или на коротких ножках, сближенные или расставленные. Прицветники от ланцетных до широкояйцевидных, перепончатые, окрашенные или травянистые, равны чашечке, длиннее, реже — короче ее. Чашечка правильная или неясно двугубая; трубка прямая, в зеве прямая или скошенная; зубцы треугольно-ланцетные, линейно-ланцетные, острые или заостренные; венчик синий, пурпурный, палевый; трубка равна чашечке или в 1.5—2 раза длиннее ее; средняя лопасть нижней губы вогнутая. Эремы бугорчатые или шиповатые, на верхушке голые. Многолетние травы или полукустарнички; стебли прямые, простые или разветвленные; листья на черешках или сидячие.

Виды: *N. tuberosa* L. — subsp. *tuberosa*, subsp. *reticulata* (Desf.) Maire, *N. teydea* Webb et Berth, *N. granatensis* Boiss., *N. stachyoides* Coss. ex Maire, *N. ballotaefolia* Hochst. ex A. Rich, *N. foliosa* Moris, *N. viscida* Boiss., *N. multibracteata* Desf., *N. algeriensis* Noe, *N. apulei* Ucria ex Guss., *N. scordotis* L., *N. vivianii* (Coss.) Beguinot et Vacc.

Секция 19. *Oxynepeta* Benth. 1834, Lab. Gen. Sp.: 486, p. p.; idem, 1848, in DC., Prodr. 12 : 393; Boiss. 1879, Fl. Orient. 4 : 668; Briq. 1896, in Engler und Prantl, Nat. Pflanzenfam. 4, 3a : 238; Поярк. 1954, Фл. СССР, 20 : 413. — Gen. *Oxynepeta* (Benth.) Bunge, 1873, Mém. Acad. Sci. Pétersb. sér. 7, 21, 1 : 58.

Лектотип: *N. ucranica* L. (Гладкова, 1978).

Растения двудомные. Соцветия разветвленные, метельчатые; цветки однополые, собранные в расставленные полузонтики; тычиночные цветки более крупные, с редуцированным столбиком, пестичные — с рудиментарными тычинками, расположенными в верхней части трубки. Прицветники от эллиптически-ланцетных до линейно-ланцетных, длиннее чашечки или короче ее. Чашечка правильная; зубцы треугольно-ланцетные, линейно-ланцетные, острые или заостренные; венчик с трубкой, заключенной в чашечку, лиловый, розоватый, белый, кремовый. Эремы бугорчатые, на верхушке голые. Многолетние травы или полукустарнички; стебли прямые; листья на коротких черешках.

Виды: *N. ucranica* L. — subsp. *ucranica* (*N. schischkinii* Pojark.), subsp. *kopetdaghensis* (Pojark.) Rech. f., *N. heliotropifolia* Lam., *N. parviflora* Bieb., *N. hispanica* Boiss. et Reuter — subsp. *hispanica*, subsp. *statice* Emberg., *N. beltramii* Pau, *N. stricta* (Banks et Sol.) Hedge et Lamond (=*N. calycina* Fenzl.), *N. involucrata* (Bunge) Bornm. (=*N. erivanensis* Grossh.), *N. congesta* Fisch. et Mey.

Краткий обзор этой наиболее хорошо выделяющейся секции рода был сделан Hedge и Lamond (1980) в процессе обработки *Nepeta* L. для «Флоры Турции». В состав секции *Oxynepeta* авторы включают 10 видов, распространенных от Испании (*N. beltramii*, *N. hispanica*) до горной Средней Азии и Синцзяна (*N. ucranica*). По сравнению со сводкой Hedge и Lamond в конспекте, приведенном выше, объем некоторых видов изменен. Так, *N. schischkinii* не отличается от *N. ucranica*, поскольку диагностические признаки первого (более короткое опушение, цельнокрайные прицветные листья и бугорчатые эремы) оказались невыдержанными. *N. involucrata* и *N. congesta*, представленные Hedge и Lamond в ранге разновидностей *N. congesta*, мы рассматриваем в качестве самостоятельных видов, которые отличаются не только характером опушения (различная длина волосков), но и его составом: растения *N. involucrata* опушены простыми и железистыми, а *N. congesta* — только короткими простыми волосками. Ареал *N. congesta* ограничен Центральной Анатолией, в то время как ареал *N. involucrata* охватывает территорию от Палестины до западных районов Ирана и Южного Закавказья. Нами признается также самостоятельность *N. curvidens* Boiss. et Bal., который отличается от *N. stricta* более длинными и часто наружу отогнутыми зубцами чашечки. В отношении *N. kopetdaghensis* Pojark. мы принимаем точку зрения Rechinger (1982), который считал его подвидом *N. ucranica*. *N. kopetdaghensis* отличается от последнего только наличием более длинных (до 1 мм) волосков на стеблях и листьях.

Отсутствие материала не позволило нам включить в обзор *N. cyrenaica* Quezel et Zaffran, 1962, Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. Nord. 52 : 221, описанного из Ливии. По мнению Hedge и Lamond (1980), указание в диагнозе на родство этого вида с *N. cryptantha* весьма сомнительно. *N. cyrenaica* известен только как сорное растение, произрастающее по окраинам рисовых полей, проникновение которого на север Африки, возможно, происходило не без участия человека. Вопросы, связанные с определением ранга и места этого вида среди представителей *Oxynepeta*, остаются пока открытыми.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Буданцев А. Л. Систематика рода *Nepeta* L. (*Lamiaceae*). Виды секции Schizocalyx Pojark. // Нов. сист. высш. раст. Л.: Наука, 1990а. Т. 27. С. 125—135. — *Буданцев А. Л.* Систематика рода *Nepeta* (*Lamiaceae*). Виды секции *Spicatae* // Бот. журн. 1990б. Т. 75. № 7. С. 1004—1013. — *Буданцев А. Л.* Обзор видов рода *Nepeta* (*Lamiaceae*). Секции *Capituliferae* и

Denudatae // Бот. журн. 1991а. Т. 76. № 9. С. 1317—1322. — *Буданцев А. Л.* Обзор видов рода *Nepeta* (*Lamiaceae*). Секции *Macrostegiae* и *Setanepeta* // Бот. журн. 1991б. Т. 76. № 11. С. 1600—1607. — *Буданцев А. Л.* Обзор видов рода *Nepeta* (*Lamiaceae*). Секция *Nepeta* // Бот. журн. 1992а. Т. 77. № 1. С. 115—126. — *Буданцев А. Л.* Обзор видов рода *Nepeta* (*Lamiaceae*). Секции *Micranthae* и *Micronepeta* // Бот. журн. 1992б. Т. 77. № 6. С. 78—88. — *Буданцев А. Л.* Обзор видов рода *Nepeta* (*Lamiaceae*). Секция *Sparthonepeta* // Бот. журн. 1992в. Т. 77. № 10. С. 57—64. — *Буданцев А. Л.* Конспект трибы *Nepeteae* (*Lamiaceae*). Роды *Meehania, Glechoma, Drepanocaryum, Marmoritis* и *Hymenocrater* // Бот. журн. 1992г. Т. 77. № 12. — *Гладкова В. Н.* Род Котовник — *Nepeta* L. // Флора европейской части СССР. Л.: Наука, 1978. Т. 3. С. 144—149. — *Иконников С. С.* Заметки по флоре Бадахшана и Памира // Нов. сист. высш. раст. Л.: Наука, 1972. Т. 9. С. 300—302. — *Кочкарева Т. Ф.* Род Кудряшевия — *Kudrjaschevia* Pojark. // Флора ТаджССР. Л.: Наука, 1986. Т. 8. С. 157—164. — *Липский В. И.* Материалы для флоры Средней Азии. II // Тр. Петерб. бот. сада. 1904. Т. 23. Вып. 1. С. 1—247. — *Пояркова А. И.* Новые род и вид губоцветных из трибы *Nepeteae* Benth. // Бот. матер. (Ленинград). 1953. Т. 15. С. 273—281. — *Пояркова А. И.* Род Котовник — *Nepeta* L. // Флора СССР. М.; Л.: Наука, 1954а. Т. 20. С. 286—437. — *Пояркова А. И.* Род Кудряшевия — *Kudrjaschevia* Pojark. // Флора СССР. М.; Л.: Наука, 1954б. Т. 20. С. 474—482. — *Bentham G.* Labiatarum genera et species. London, 1832—1836. 783 + LXVIII p. — *Bentham G. Labiatae* // A. De Candolle. Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis. Parisiis, 1848. Vol. 12. P. 27—603. — *Briquet J. Labiatae* // A. Engler, K. Prantl. Nat. Pflanzenfam. Leipzig, 1895—1897. Bd 4. Abt. 3a. S. 183—375. — *Boissier E.* Flora Orientalis. Vol. 4. Genevae et Basilieae, 1879. 1276 p. — *Freyn J.* Über neue und bemerkenswerte orientalische Pflanzenarten // Bull. Herb. Boiss. 1896. Bd 4. H. 2. S. 134—144. — *Hedge I. C. Nepeta fissa* and the species allied to it // Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 1962. Vol. 24. N 1. P. 51—71. — *Hedge I. C., Lamond J. M. Nepeta* // P. H. Davis. Materials for a flora of Turkey. XXXVII: *Labiatae, Plumbaginaceae, Plantaginaceae.* Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 1980. Vol. 38. N 1. P. 41—46. — *Hedge I. C., Lamond J. M. Nepeta* L. // P. H. Davis. Flora of Turkey and the east aegean islands. Edinburgh, 1982. Vol. 7. P. 264—289. — *Rechinger K. H. Nepeta* L. // Flora Iranica. Graz. 1982. N 150. P. 108—216. — *Wu C. Y., Huang Y. C. Nepeta* L. // Flora Reipublicae Popularis Sinicae. Peking, 1977. T. 65 (2). P. 270—314.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 20 VII 1992

УДК 582.683.2

И. И. Халилов

КОНСПЕКТ РОДА *CRAMBE* (*BRASSICACEAE*)

I. I. KHALILOV. A SYNOPSIS OF THE GENUS *CRAMBE* (*BRASSICACEAE*)

Проведена ревизия представителей рода *Crambe* и детализирована система этого рода на основе полученных автором новых данных. При разработке системы рода были использованы наиболее интересные в этом отношении работы А. Декандоля, Р. Вебба, Е. Буасье, О. Шульца, Е. Черняковской, Д. Брамвела и др.

Crambe L. 1753, Sp. Pl.: 671; id. 1754, Gen. Pl., ed. 5: 301; DC. 1821, Reg. Veg. Syst. Nat.2 : 650; O. E. Schulz, 1919, in Engl., Pflanzenreich, 70 (4, 105) : 228; Черняк. 1939, Фл. СССР, 8 : 474. — Катран.

Лектотип: *C. maritima* L.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ РОДА *Crambe* L.[1]

1. Многолетние, двулетние или однолетние травы. Нижний членик стручочка удлиненный, цилиндрический или овальный 2

[1] В ключ для определения видов рода *Crambe* не вошли лишь 2 вида с Канарских о-вов — *C. sventenii* и *C. gigantea*, по которым у нас не было надежного гербарного материала.

+ Кустарники или полукустарники. Нижний членик стручочка короткий, тонкий или утолщенный . . . . 28.

2. Однолетние растения. Нижний членик стручочка почти цилиндрический, тонкий, длинный . . . . 3.

+ Многолетние или двулетние растения. Нижний членик стручочка цилиндрический, продолговатый, вытянутый или овальный, сжатый . . . 8.

3. Верхний членик стручочка яйцевидный, сетчатый . . . . 4.

+ Верхний членик стручочка шаровидный, гладкий . . . . 5.

4. Чашелистики эллиптические, от 1.5 до 2.3 мм дл. . . . 11. *C. kilimandscharica.*

+ Чашелистики округло-эллиптические, от 1 до 1.5 мм дл. 12. *C. sinuatodentata.*

5. Верхний членик стручочка 2—5 мм в диам., на ножке 0.75—2.5 мм дл. . . . . 6.

+ Верхний членик стручочка 1.5—2 мм в диам., на ножке 2—5 мм дл. . . . . 10. *C. filiformis.*

6. Цветоножки при плодах 2.5—5 мм дл. Нижний членик стручочка с плодоножкой 0.75—1.8 мм дл. . . . . 7.

+ Цветоножки при плодах 1.5—2.5 мм дл. Нижний членик стручочка с плодоножкой 1.5—2.5 мм дл. . . . . 9. *C. kralikii.*

7. Верхняя доля нижних листьев почковидная или сердцевидная. Нижний членик стручочка короче плодоножки . . . . 7. *C. hispanica.*

+ Верхняя доля нижних листьев яйцевидная, в основании усеченная. Нижний членик стручочка явно длиннее плодоножки . . . . 8. *C. abyssinica.*

8. Растения опушены простыми волосками или голые . . . . 9.

+ Растения опушены пучковидно-звездчатыми волосками. Верхний членик стручочка маленький, коротко-эллиптический. Семена с боков сдавленные, почти шаровидные . . . . 23. *C. schugnana.*

9. Лепестки белые . . . . 10.

+ Лепестки ярко-желтые. Верхний членик стручочка эллипсоидальный, гладкий, блестящий . . . . 13. *C. gordjaginii.*

10. Верхний членик стручочка крупный, (4) 5—10 мм дл., если менее 3.5—4 мм, то ясно сетчатый . . . . 11.

+ Верхний членик стручочка маленький, 2—4 (редко 5) мм дл., гладкий или очень слабо жилковатый . . . . 20.

11. Прикорневые листья цельные, сердцевидно-почковидные или яйцевидно-округлые . . . . 12.

+ Прикорневые листья лировидные или однажды-дважды перистораздельные, но не сердцевидные . . . . 13.

12. Стебель голый; листья яйцевидные, при основании глубокосердцевидные, надрезанно-острозубчатые. Верхний членик стручочка 4.5—5 мм дл., яйцевидный, гладкий . . . . 29. C. *cordifolia.*

+ Стебель опушен редкими (реже густыми) жесткими оттопыренными волосками; листья сердцевидно-почковидные или яйцевидно-округлые, городчато-лопастные. Верхний членик стручочка 5.5—6 мм дл., почти шаровидный, слабо сетчато-жилковатый . . . . 26. *C. kotschyana.*

13. Верхний членик стручочка не четырехгранный, яйцевидный или округлый, поверхность гладкая или бугорчато-морщинистая . . . . 14.

+ Верхний членик стручочка четырехгранный, с 4 резко выдающимися ребрами, поверхность сетчато-морщинистая . . . . 17.

14. Растения совершенно голые . . . . 15.

+ Растения жестко опушенные . . . . 16.

15. Листья мясистые, овальные или продолговато-эллиптические, по краю выемчато-зубчатые или лопастные. Верхний членик стручочка 7—11 мм дл., яйцевидный или почти шаровидный. Стебель 50—60 см выс. . . . . 24. C. *maritima.*

+ Листья не мясистые, перистонадрезанные или перистораздельные, с продолговатыми крупнозубчатыми долями. Верхний членик стручочка 5.5—7 мм дл., округлый. Стебель 50—100 (150) см выс. . . . . 28. *C. pinnatifida.*

16. Стебель 40—100 см выс. Плод губчатый, бугорчато-морщинистый, 7—9 мм дл., на верхушке слегка заостренный . . . . 27. *C. aspera.*

+ Стебли низкие, до 30 см выс. Плод губчатый, бугорчатый, 5—7 мм дл., с отдельными выдающимися горбинками . . . . 25. *C. gibberosa.*

17. Верхний членик стручочка 3.5—5 мм дл. 18.

+ Верхний членик стручочка 6—8 мм дл. . . . . 19.

18. Цветоножки при плодах 7—10 (18) мм дл., голые или с жесткими волосками. Верхний членик стручочка 4—5 мм дл., 2—3.5 мм шир., четырехгранный. Листья серо-зеленые . . . . 31. *C. tataria.*

+ Цветоножки при плодах 5—7 мм дл., с редкими щетинками. Верхний членик стручочка 3—3.5 мм дл., 2.5 мм шир., четырехгранный. Листья зеленые или сизые . . . . 30. *C. litwinowii.*

19. Листья тонкие, голые, дважды перистораздельные, с узкими острыми долями. Верхний членик стручочка почти округлый, 6—7 мм дл. Соцветие рыхлое, сильно ветвистое; кисти укороченно-раскидистые. Чашелистики 2—3 мм дл. Лепестки 5—5.5 мм дл. . . . . 32. *C. steveniana.*

+ Листья толстые, кожистые, однажды-дважды перистые, сегменты цельнокрайные или слегка мелко-острозубчатые. Верхний членик стручочка шаровидный, 7—8 мм дл. Соцветие ветвистое; кисти удлиненные. Чашелистики 3.5—4 мм дл. Лепестки 5.5—7 мм дл. . . . . 33. *C. grandiflora.*

20. Листья перисто-лопастные или лировидные. Длинные тычинки с зубцами . . . . 21.

+ Листья цельные, сердцевидно-яйцевидные или эллиптически-овальные, длинные тычинки без зубцов . . . . 20. *C. edentula.*

21. Растения совершенно голые . . . . 19. *C. armena.*

+ Растения опушенные . . . . 22.

22. Нижние части стебля, листья и черешки опушены короткими волосками или крючковатыми шипиками, если же волоски длинные, то они немногочисленные . . . . 23.

+ Нижние части стебля, листья и черешки густо опушены очень длинными (вплоть до 3—5 мм) волосками. В верхней части растение совершенно голое . . . . 18. *C. persica.*

23. Листья и черешки густо опушены . . . . 24.

+ Листья и черешки густо опушены редкими волосками . . . . 25.

24. Листья, как и черешки, густо опушены прижатыми короткими волосками, перистораздельные или лировидные. Лепестки 4—5 мм дл., белые; плод округлый, слабо четырехгранный, 3—4 мм дл. . . . . 15. *C. orientalis.*

+ Листья, как и черешки, густо опушены, перисторассеченные на 6—7 пар боковых сегментов. Лепестки 5—7 мм дл., белые, при сушке желтеющие; плод шаровидный, гладкий, 4—5 мм дл. . . . . 16. *C. hedgei.*

25. Листья, особенно по жилкам, черешки и нижняя часть стебля опушены редкими длинными волосками . . . . 26.

+ Черешки, главная жилка листьев и стебель опушены жесткими крючковидными шипиками . . . . 14. *C. aculeolata.*

26. Стебель 30—100 см выс. . . . . 27.

+ Стебель 150—250 см выс. Верхний членик стручочка почти шаровидный, 4—4.5 мм дл., 3—4.5 мм шир., гладкий, четырехгранный . . . . 17. *C. koktebelica.*

27. Стебель до 70 см выс. Лепестки 3—5 мм дл.; плод округлый, гладкий, с неясными жилками, 3—5 мм дл. . . . . 22. *C. juncea.*

+ Стебель 30 (50) см выс. Лепестки 2—3 мм дл.; плод шаровидный, гладкий, 1—3 мм дл. . . . . 21. *C. grossheimii.*

28. Верхний членик стручочка яйцевидный, 1.5—3 мм дл., верхушечка коротко оттянутая . . . . 29.
+ Верхний членик стручочка остроконечно-яйцевидный, 3—3.5 мм дл. Цветки мелкие, без запаха; лепестки 5 мм дл. Листья перепончатые, на длинных, жестко волосистых черешках . . . . 6. *C. scoparia.*
29. Растения опушенные . . . . 30.
+ Растения совершенно голые. Листья эллиптические, на верхушке острые, по краю неровно тонкозубчатые . . . . 3. *C. laevigata.*
30. Листья яйцевидные, на верхушке островатые, по краю крупно-пильчатозубчатые и к основанию перистонадрезанные. Чашелистики щетинисто-волосистые. Верхний членик стручочка 2.3—3 мм дл. . . . . 1. *C. fruticosa.*
+ Листья продолговато-яйцевидные, в основании неравнобокие, усеченные или слегка сердцевидные, по краю неровные, мелкозубчатые. Чашелистики голые. Верхний членик стручочка 1.5—2 мм дл. . . . . 2. *C. strigosa.*

Sect. 1. *Dendrocrambe* DC. 1821, Reg. Veg. Syst. Nat. 2 : 656; O. E. Schulz, 1919, in Engl., Pflanzenreich, 70 (4, 105) : 247.

Тип: *C. fruticosa* L. fil.

1. *C. fruticosa* L. fil. 1781, Suppl. Pl.: 299; DC. 1821, Reg. Veg. Syst. Nat. 2 : 656. — К. кустарниковый.

Тип: о-в Мадейра («in Maderae rupibus altissimis juxta Pico de Ranxo, Masson») (BM!).

На сухих щебнистых солнечных склонах.

О-в Мадейра.

2. *C. strigosa* L'Hér. 1791, Stirp. Nov., fasc. 6 : 151; DC. 1821, Reg. Veg. Syst. Nat. 2 : 657; Webb, 1836, Phytogr. Canar. 1 : 88; O. E. Schulz, 1919, in Engl., Pflanzenreich, 70 (4, 105) : 248. — *C. vieraeana* Webb ex Christ, 1887, in Engl., Bot. Jahrb. 9 : 93. — *C. pritzelii* C. Bolle, 1861, Hort. Bot. Berol. 3 : 10. — *C. gomeraea* Webb, 1887, in Engl., Bot. Jahrb. 9 : 94. — *C. scaberrima* Webb, 1887, l. c.: 94. — *C. arborea* Webb, 1887, l. c.: 94. — К. щетинистый.

Тип: Канарские о-ва («in insulis Canaris, Masson») (P!).

Канарские о-ва.

3. *C. laevigata* DC. 1887, in Engl., Bot. Jahrb. 9 : 94; O. E. Schulz, 1919, in Engl., Pflanzenreich, 70 (4, 105) : 249. — К. блестящий, сглаженный.

Тип: о-в Тенериф (Broussonet in herb. Willd. N 11763) (B!).

Канарские о-ва (о-в Тенериф).

4. *C. sventenii* Bramwell. 1973, Guad. Bot. Canar. 17 : 21.

Описан с Канарских о-вов (о-в Ла-Палма).

5. *C. gigantea* Bramwell. 1969, Guad. Bot. Canar. 7 : 7.

Описан с Канарских о-вов (о-в Фуертевентура).

Sect. 2. *Rhipocrambe* Svent. 1953, Bol. Inst. Invest. Agron. Madrid. 28 : 23.

Тип: *C. scoparia* Svent.

Канарские о-ва.

6. *C. scoparia* Svent. 1953, Bol. Inst. Invest. Agron. Madrid. 28 : 23. — К. метловидный (прутьевидный).

Тип: Канарские о-ва («Canaria Magna; supra pagum S. Nikolai, in monte Cedri ad, 600 m, 16 V 1950») (M!).

На скалах и обрывах. Весьма редко.

Канарские о-ва.

Sect. 3. *Leptocrambe* DC. 1821, Reg. Veg. Syst. Nat. 2 : 655; Boiss. 1867, Fl. Or. 1 : 407; N. Busch, 1908, Fl. Cauc. Crit. 3, 4 : 296; O. E. Schulz, 1919, in Engl., Pflanzenreich, 70 (4, 105) : 240; Черняк. 1939, Фл. СССР, 8 : 485, p. p. quoad diagn.

Subsect. 1. *Hispanicae* I. Khalilov, 1991, Бот. журн. 76, 11 : 1612.
Тип: *C. hispanica* L.

7. *C. hispanica* L. 1753, Sp. Pl.: 671; DC. 1821, Reg. Veg. Syst. Nat. 2 : 655; Boiss. 1867, Fl. Or. 1 : 408; O. E. Schulz, 1919, in Engl., Pflanzenreich, 70 (4, 105) : 241; P. W. Ball, 1964, Fl. Europ. 1 : 345; Hedge, 1968, Fl. Iran. 57 : 46. — *C. glabrata* DC. 1824, Prodr. 1 : 226. — *C. tatuanensis* Pitard, 1912, Expl. Sci. Maroc. Bot.: 8. — К. испанский.
Тип: Испания («Hab. in Hispania, N 849.5, Corn») (LINN).
На щебнистых местах, каменистых склонах, известняках.
Европа (Испания, Португалия, Греция, Кипр, Корсика, Сардиния, Италия), Сев. Африка (Марокко: Атлас), Юго-Зап. Азия (Палестина, Сирия, Ливан?, Турция, Ирак).

8. *C. abyssinica* Hochst. 1847, Tent. Fl. Abyss. 1 : 24; O. E. Schulz, 1919, in Engl., Pflanzenreich, 70 (4, 105) : 243. — *C. hispanica* auct. non L.: Oliver, 1868, Fl. Trop. Afr. 1 : 71. — К. абиссинский.
Тип: Африка («Abyssinie, N 513, M. W. Schimper») (K).
Под деревьями, в кустарниках, на высоте 2000 м над ур. м.
Центр. Африка (Абиссинское нагорье).

9. *C. kralikii* Coss. 1857, Bull. Soc. Bot. France, 4 : 466; O. E. Schulz, 1919, in Engl., Pflanzenreich, 70 (4, 105) : 243. — К. Кралики.
Тип: Африка («Pl. Schar. alg. N 150, E. Cosson») (E).
Среди кустарников, на пастбищах, на высоте 1200—1500 м над ур. м., преимущественно пустынное.
Сев. Африка (Высокие плато и Сев. Сахара — Марокко, Алжир).

10. *C. filiformis* Jacq. 1786, Icon. Pl. Rar. 3 : 8; DC. 1821, Reg. Veg. Syst. Nat. 2 : 656; O. E. Schulz, 1919, in Engl., Pflanzenreich, 70 (4, 105) : 244; P. W. Ball, 1964, Fl. Europ. 1 : 345. — *C. reniformis* Desf. 1799, Fl. Atlant. 2 : 78. — *C. hispanica* auct. non L.: Ball, 1878, Spicil. Maroc. 16 : 334. — К. нитевидный.
Описан из Марокко.
На щебнистых местах, среди кустарников, в горных лугах, на высоте до 1800 м над ур. м.
Африка (Марокко, Алжир), Европа (Южн. Испания).

Subsect. 2. *Kilimandscharicae* I. Khalilov, 1991, Бот. журн. 76, 11 : 1612.
Тип: *C. kilimandscharica* O. E. Schulz.

11. *C. kilimandscharica* O. E. Schulz, 1916, in Engl., Bot. Jahrb. Beibl. 119 : 54; O. E. Schulz, 1919, in Engl., Pflanzenreich, 70 (4, 105) : 245; Troupin, 1973, Fl. Rwanda, 43 : 342; Jonsell, 1976, Bot. Notis. 129 : 126. — К. килиманджарский.
Синтипы: Вост. Африка, Танзания («Kilimandscharo, Marandu, Volkens, N 240») (B!).
Среди кустарников на травянистых склонах горы Килиманджаро, 1500—1600 м над ур. м.
Вост. Африка (Танзания, Уганда, Кения).

12. *C. sinuato-dentata* Petri, 1867, in Schweinf., Beitr. Fl. Aethiop. 1 : 238; Oliver, 1868, Fl. Trop. Afr. 1 : 71; O. E. Schulz, 1919, in Engl., Pflanzenreich, 70 (4, 105) : 245. — К. выемчато-зубчатый.

Тип: Вост. Африка, Эфиопия («Dschadscha, Schimper ed Hohenacker, N 2151») (B!).

Среди кустарников, в Абиссинском нагорье, 1650 м над ур. м.

Центр. и Вост. Африка (Эфиопия, Уганда).

Sect. 4. *Flavocrambe* I. Khalilov, 1991, Нов. сист. высш. раст. 28 : 78.

Тип: *C. gordjaginii* Spryg. et M. Pop.

Монотипная секция.

13. *C. gordjaginii* Spryg. et M. Pop. 1916, Почв. экспед. басс. рек Сыр-Дар., Аму-Дар. 2 : 87; Черняк. 1939, Фл. СССР, 8 : 489; Васильченко, 1948, Фл. Туркм. 3 : 243; Бочанцев, 1955, Фл. Узбек. 3 : 185. — К. Гордягина.

Тип: «Бухара, Шир-Абадское бекство: степь Кызырыкь-Дара, 23 IV 1915, М. Г. Попов» (LE!).

На третичных соленосных песчаниках.

Ср. Азия (Памиро-Алай), Афганистан.

Sect. 5. *Orientecrambe* I. Khalilov, 1991, Нов. сист. высш. раст. 28 : 78.

Тип: *C. orientalis* L.

Subsect. 1. *Orientecrambe* I. Khalilov, 1991, Бот. журн. 76, 11 : 1612.

Тип: *C. orientalis* L.

14. *C. aculeolata* (N. Busch) Czerniak. 1939, Фл. СССР, 8 : 488; Гроссг. 1950, Фл. Кавк., изд. 2, 4 : 177. — *C. juncea* var. *aculeolata* Busch, 1908, Fl. Cauc. Crit. 3, 4 : 299. — *C. orientalis* var. *juncea* (Bieb.) O. E. Schulz f. *aculeolata* (N. Busch) O. E. Schulz, 1919, in Engl., Pflanzenreich, 70 (4, 105) : 239. — К. шиповатый.

Тип: «Нахичеванский у., близ с. Белав, № 239, 17 VI 1871, imm. Radde» (LE!).

На сухих каменистых и щебнистых склонах.

Южн. Закавказье: Нахичеванская республика.

15. *C. orientalis* L. 1753, Sp. Pl.: 671; DC. 1821, Reg. Veg. Syst. Nat. 2 : 652; O. E. Schulz, 1919, in Engl., Pflanzenreich, 70 (4, 105) : 237; Черняк. 1939, Фл. СССР, 8 : 489; Гроссг. 1950, Фл. Кавк., изд. 2, 4 : 177; Hedge, 1968, Fl. Iran. 57 : 47. — *C. quadricostata* Boiss. 1842, Ann. Sci. Nat. (Paris), sér. 2, 17 : 388. — *C. amabilis* Butk. et Majlun, 1962, Бот. матер. (Ташкент), 17 : 3. — К. восточный.

Тип: «in Oriente, Tourn., N 849.3» (LINN).

На холмах, полях, сухих склонах, каменистых осыпях и глинистых местах.

Кавказ, Ср. Азия, Турция, Иран, Ирак, Афганистан, Пакистан, Сирия, Палестина.

16. *C. hedgei* I. Khalilov, 1990, Бот. журн. 75, 8 : 1169.

Тип: «Afganistan. Prov. Distr. Malestan. Inter Miradina et jugum Ghouten Kol. N. Sangi-Masha, 33°30′N, 67°5′E, ca. 3300 m, 2 VII 1962, N 17604, K. H. Rechinger» (W!).

На сухих каменистых и щебнистых склонах.

Центр. Афганистан.

17. *C. koktebelica* (Junge) N. Busch, 1908, Fl. Cauc. Crit. 3, 4 : 296; Черняк. 1939, Фл. СССР, 8 : 487; Станк. 1947, в: Е. Вульф, Фл. Крыма, 2, 1 : 271; P. W. Ball, 1964, Fl. Europ. 1 : 345, p. p. — *C. juncea* Bieb. var. *koktebelica* Junge, 1904, Тр. Петерб. о-ва естествоиспыт. 31, 16 : 296. — *C. mitridatis* Juz. 1951, Бот. матер. (Ленинград), 14 : 9. — *C. orientalis* L. var. *mitridatis* (Juz.) Kotov, 1965, Визн. росл. Укр. 2 : 234, nom. invalid. — К. коктебельский.

Тип: «Коктебель, на склонах, 12 VI 1906, А. Юнге» (LE!).

Крым (южн.), Кавказ (Анапа, Новороссийск).

18. *C. persica* Boiss. 1842, Ann. Sci. Nat. (Paris), sér. 2, 17 : 389; Boiss. 1867, Fl. Or. 1 : 407; O. E. Schulz, 1919, in Engl., Pflanzenreich, 70 (4, 105) : 240. — *C. alutacea* Hand.-Mazz. 1913, Nat. Hofmus. 1 : 53. — К. персидский.
Тип: Иран («inter Yezd et Ispahan ad Ischredabad, Bunge») (G!).
В каменистых степях, на известняках.
Иран.

Subsect. 2. *Junceae* I. Khalilov, 1991, Бот. журн. 76, 11 : 1612.
Тип: *C. juncea* Bieb.

19. *C. armena* N. Busch, 1927, Вестн. Тифл. бот. сада, 3 : 4; Черняк. 1939, Фл. СССР, 8 : 485; Гроссг. 1950, Фл. Кавк., изд. 2, 4 : 176. — К. армянский.
Тип: «Transcaucasia, Nachitschevan, prope salinas, 12 V 1923 fl., A. Grossheim» (LE!).
На солонцеватых местах.
Южн. Закавказье.

20. *C. edentula* Fisch. et Mey. ex Korsh. 1898, Bull. Acad. Sci. Pétersb. 9, 5 : 421; O. E. Schulz, 1919, in Engl., Pflanzenreich, 70 (4, 105) : 237; Черняк. 1939, Фл. СССР, 8 : 485; Васильченко, 1948, Фл. Туркм. 3 : 143; Бочанцев, 1956, Фл. Узбек. 3 : 185. — *C. cretacea* (Czerniak.) Czerniak. 1929, Изв. Гл. бот. сада РСФСР, 28, 4 : 398; Hedge, 1968, Fl. Iran. 57 : 47, pro syn. *C. orientalis* L. — К. беззубый.
Тип: «Regni transcaspica, Krasnowodsk, in arenosis ad Ufa, Freyn» (LE!).
На склонах гор и каменистых осыпях.
Ср. Азия: Устюрт, Каракумы, Кызылкумы, Зап. Туркмения.

21. *C. grossheimii* I. Khalilov, 1990, Бот. журн. 75, 11 : 1572.
Тип: «Кавказ, Нахичеванская республика, близ соляных промыслов, 22 VI 1987, № 17, И. Халилов» (LE!).
На холмах, сухих глинистых склонах.
Южн. Закавказье: Нахичеванская республика.

22. *C. juncea* Bieb. 1819, Fl. Taur.-Cauc. 3 : 421; DC. 1821, Reg. Veg. Syst. Nat. 2 : 654; Boiss. 1867, Fl. Or. 1 : 407; Черняк. 1939, Фл. СССР, 8 : 487; Гроссг. 1950, Фл. Кавк., изд. 2, 4 : 176. — *C. orientalis* var. *juncea* (Bieb.) O. E. Schulz, 1919, in Engl., Pflanzenreich, 70 (4, 105) : 238. — К. прутовидный.
Тип: Кавказ («in Iberia, ad Tiflis, M. Bieberstein») (LE!).
На холмах, сухих склонах и каменистых местах, 300—1300 м над ур. м.
Кавказ, Закавказье, Сев. Иран.

Sect. 6. *Astrocrambe* I. Khalilov, 1991, Нов. сист. высш. раст. 28 : 79.
Тип: *C. schugnana* Korsh.
Монотипная секция.

23. *C. schugnana* Korsh. 1898, Bull. Acad. Sci. Pétersb. 9, 5 : 422; O. E. Schulz,1919, in Engl., Pflanzenreich, 70 (4, 105) : 240; Черняк. 1939, Фл. СССР, 8 : 490; Васильченко, 1948, Фл. Туркм. 3 : 243; Бочанцев, 1955, Фл. Узбек. 3 : 186. — *C. darwasica* Korsh. 1898, l. c. 5 : 423. — К. шугнанский.
Тип: «Туркестан, Шугнань, между Манды-шар и Хорогом, 27 VII 1897, С. Коржинский» (LE!).
На каменистых склонах гор, 2300—2700 м над ур. м.
Ср. Азия (Памиро-Алай).

Sect. 7. *Crambe*. — Sect. *Sarcocrambe* DC. 1821, Reg. Veg. Syst. Nat. 2 : 651; Boiss. 1867, Fl. Or. 1 : 405; N. Busch, 1908, Fl. Cauc. Crit. 3, 4 : 300;

O. E. Schulz, 1919, in Engl., Pflanzenreich, 70 (4, 105) : 228; Черняк. 1939, Фл. СССР, 8 : 476.

Subsect. 1. *Crambe* I. Khalilov, 1991, Бот. журн. 76, 11 : 1613.

24. *C. maritima* L. 1753, Sp. Pl.: 671; DC. 1821, Reg. Veg. Syst. Nat. 2 : 651; O. E. Schulz, 1919, in Engl., Pflanzenreich, 70 (4, 105) : 229; Черняк. 1939, Фл. СССР, 8 : 478; Гроссг. 1950, Фл. Кавк., изд. 2, 4 : 175; Котов, 1953, Фл. УРСР, 5 : 377; P. W. Ball, 1964, Fl. Europ. 1 : 344. — *C. pontica* Stev. ex Rupr. 1869, Mém. Acad. Sci. Pétersb. (Sci. Phys. Math.), sér. 7, 15, 2 : 293. — К. морской.

Тип: Крым («e Tauria, N 849.1») (LINN!).

На приморских песках и ракушечниках.

Сев., Ср. и Атл. Европа, Вост. Средиземноморье.

25. *C. gibberosa* Rupr. 1869, Mém. Acad. Sci. Pétersb. (Sci. Phys. Math.), sér. 7, 15, 2 : 136; Черняк. 1939, Фл. СССР, 8 : 480; Гроссг. 1950, Фл. Кавк., изд. 2, 4 : 175. — *C. tataria* var. *buschii* O. E. Schulz, 1919, in Engl., Pflanzenreich, 70 (4, 105): 234; P. W. Ball, 1964, Fl. Europ. 1 : 344. — К. бугорчатый.

Тип: Кавказ («e monte humili Beschbarmak non procum a mari Caspie 21 Jul, N 1694») (LE!).

На меловых холмах и на песках по берегу Каспийского моря.

Кавказ, Вост. Предкавказье.

26. *C. kotschyana* Boiss. 1845, Diagn. Pl. Or., ser. 1, 6 : 19; Черняк,1939, Фл. СССР, 8 : 477; Бочанцев, 1955, Фл. Узбек. 3 : 185. — *C. sewerzowii* Regel, 1870, Bull. Soc. Nat. Moscou, 43, 1: 282. — *C. palmatifida* Regel, 1877, Acta Horti Petropol. 5 : 243. — *C. cordifolia* var. *kotschyana* (Boiss.) O. E. Schulz, 1919, in Engl., Pflanzenreich, 70 (4, 105) : 236. — К. Кочи.

Тип: Иран («ad latera occidentalia montis Sabs-Buschom prope Schiraz, Kotschy, N 380») (G!).

На щебнистых, травянистых, глинистых склонах предгорий, 1400—4000 м над ур. м., а также на каменистых известняковых скалах высоких предгорий и в степях.

Ср. Азия, Иран, Афганистан, Индия, Зап. Китай.

27. *C. aspera* Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 2 : 90; id. 1819, op. c. 3 : 420; DC. 1821, Reg. Veg. Syst. Nat. 2 : 654; O. E. Schulz, 1919, in Engl., Pflanzenreich, 70 (4, 105) : 234; Черняк. 1939, Фл. СССР, 8 : 480; Котов, 1953, Фл. УРСР, 5 : 381; P. W. Ball, 1964, Fl. Europ. 1 : 344. — *C. tatarica* var. *aspera* (Bieb.) Boiss. 1867, Fl. Or. 1 : 406. — *C. tatarica* subsp. *aspera* (Bieb.) Schmalh. 1895, Фл. Ср. и Южн. Росс. 1 : 83. — *C. buschii* (O. E. Schulz) Stank. 1947, в: У. Вульф, Фл. Крыма, 2, 1 : 271, quoad plantas. — К. шершавый.

Тип: Нижн. Волга («in deserto caucasico-caspio ad Wolgam inforicrem») (LE!).

На каменистых и солонцеватых местах в степях.

Вост. Европа (Нижн. Дон, Нижн. Волга, Крым).

28. *C. pinnatifida* R. Br. 1812, in ait., Hort. Kew. ed. 2, 4 : 72; DC. 1821, Reg. Veg. Syst. Nat. 2 : 652; Черняк. 1939, Фл. СССР, 8 : 479; P. W. Ball, 1964, Fl. Europ. 1 : 344. — *C. maritima* subsp. *pinnatifida* (R. Br.) Schmalh. 1895, Фл. Ср. и Южн. Росс. 1 : 83; Гроссг. 1950, Фл. Кавк., изд. 2, 4 : 175. — *C. tataria* var. *pinnatifida* (R. Br.) O. E. Schulz, 1919, in Engl., Pflanzenreich, 70 (4, 105) : 235. — К. перистый.

Описан из Европы («in Hungariae, Tauria...»).

В степях и на глинистых склонах.

Центр. Европа, юг Вост. Европы.

29. *C. cordifolia* Stev. 1812, Mém. Soc. Nat. Moscou, 3 : 267; DC. 1821, Reg. Veg. Syst. Nat. 2 : 654; N. Busch, 1908, Fl. Cauc. Crit. 3, 4 : 301; O. E. Schulz, 1919, in Engl., Pflanzenreich, 70 (4, 105) : 235; Черняк. 1939, Фл. СССР, 8 : 477; Гроссг. 1950, Фл. Кавк., изд. 2, 4 : 175. — К. сердцелистный.

Тип: Сев. Кавказ («in apricis circa Mosdok et Georgieffsk, Steven») (LE!).

В степях, на открытых местах.

Кавказ (Предкавказье).

Subsect. 2. *Tatariae* I. Khalilov, 1991, Бот. журн. 76, 11 : 1613.

Тип: *C. tataria* Sebeŏk.

30. *C. litwinowii* K. Cross, 1927, Feddes Repert. 23 : 397; Черняк. 1939, Фл. СССР, 8 : 483; Васильченко, 1964, в: Маевский, Фл. средн. пол. европ. ч. СССР, изд. 9 : 335. — *C. tataria* auct. non Sebeŏk: P. W. Ball, 1964, Fl. Europ. 1 : 344, p. p. — К. Литвинова.

Тип: Поволжье («in decliviis australibus montanum cretaceorum prope urbum Chwalinsk ad inferiorem Wolgam medium») (SARAT, iso — LE!).

На выходах мела.

Вост. Европа (Волж.-Дон. район).

31. *C. tataria* Sebeŏk, 1779, Diss. Med.-Biol. Tatar.: 7; DC. 1821, Reg. Veg. Syst. Nat. 2 : 653; O. E. Schulz, 1919, in Engl., Pflanzenreich, 70 (4, 105) : 232; Черняк. 1939, Фл. СССР, 8 : 484; P. W. Ball, 1964, Fl. Europ. 1 : 344; Кузманов, 1970, Фл. НРБ, 4 : 603; Hedge, 1965, in P. H. Davis, Fl. Turkey, 1 : 272. — *C. biebersteinii* Janka, 1884, Termesz. Fuzetek, 8 : 36. — *C. parviflora* Hub.-Mor. et Reese, 1940, Feddes Repert. 48 : 276. — К. татарский.

Тип: Венгрия («circa Agriam Hungaria, Eger») (W).

В степях, на меловых обнажениях и каменистых склонах.

Центр., Юго-Вост., Вост. Европа, Кавказ, Зап. Казахстан, Турция.

32. *C. steveniana* Rupr. 1869, Mém. Acad. Sci. Pétersb. (Sci. Phys. Math.), sér. 7, 15, 2 : 136; Черняк. 1939, Фл. СССР, 8 : 485; Станк. 1947, в: Е. Вульф, Фл. Крыма, 2, 1: 270: P. W. Ball, 1964, Fl. Europ. 1 : 344. — *C. pinnatifida* auct. non R. Br.: Stev. 1856, Bull. Soc. Nat. Moscou, 29 : 290; O. E. Schulz, 1919, in Engl., Pflanzenreich, 70 (4, 105) : 231; Гроссг. 1950, Фл. Кавк., изд. 2, 4 : 176. — К. Стевена.

Тип: Кавказ («e campis ciscaucasicis pr. Goergieffsk») (LE!).

В степях, на сухих склонах.

Кавказ (Предкавказье).

33. *C. grandiflora* DC. 1821, Reg. Veg. Syst. Nat. 2 : 652; Шмальг. 1895, Фл. Ср. и Южн. Росс. 1 : 83; Черняк. 1939, Фл. СССР, 8 : 485; P. W. Ball, 1964, Fl. Europ. 1 : 344; O. E. Schulz, 1919, in Engl., Pflanzenreich, 70 (4, 105) : 235; Гроссг. 1950, Фл. Кавк., изд. 2, 4 : 176. — К. крупноцветковый.

Тип: Зап. Кавказ («in insula Tama ad ostia Anticetae (Kuban) ad Pontum Euxinum, Steven») (H, iso — LE!).

В степях.

Кавказ (Зап. Предкавказье).

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 12 V 1992

УДК 582.998

© Бот. журн., 1993 г., т. 78, № 1

Ю. П. Кожевников

TARAXACUM BYRRANGICUM (*ASTERACEAE*) — НОВЫЙ ВИД ОДУВАНЧИКА С ПОЛУОСТРОВА ТАЙМЫР

Yu. P. KOZHEVNIKOV. *TARAXACUM BYRRANGICUM* (*ASTERACEAE*), A NEW DANDELION SPECIES FROM THE TAIMYR PENINSULA

Дано описание нового вида одуванчика, родственного северо-восточноазиатскому *Taraxacum soczavae*.

В опубликованном списке сосудистых растений бассейна р. Большая Боотанкага (Кожевников, 1992) не указан один вид одуванчика, который оказался новым для науки. Приводим его описание.

Taraxacum byrrangicum Ju. Kozhevn. sp. nov. (Sect. *Arctica* Dahlst.). — Planta 6—10 cm alta (fig.). Folia oblongo-lanceolata, profundius dissecta, lobis acutatis, axi perpendicularibus. Calathidia 1—1.5 cm lg., basi rotundata. Involucrum atroviride, phyllis exterioribus squarrosis, late ovato-obtusis, interioribus lanceolatis. Ligulae pallide violaceae. Achenia 3 mm lg., costata, laevia vel vix muriculata, olivascentia.

Habitat in montibus Byrranga in tundris et pratulis nivalibus.

Typus: Taimyr, Byrranga, fl. Bolshaya Bootankaga (systema fl. Taimyra Superior) 40 km ad ostium, pratulum in parte inferiore vallis fluvii in declivi, 5 VIII 1991, Ju. Kozhevnikov (LE).

Affinitas. A *T. soczavae* Tzvel. foliorum lobis acutatis (non rotundatis), axi perpendicularibus (non declinatis), acheniis glabris vel muriculatis (non aculeatis) distinguitur.

Растения 6—10 см выс., с продолговато-ланцетными, глубоко рассеченными листьями, имеющими острые, перпендикулярные оси лопасти (см. рисунок). Корзинки не раскрываются широко и имеют округлое основание. Листочки обертки пурпурно-зеленые, внешние оттопыренные, широкоовальные, притупленные, внутренние ланцетные. Язычки светло-фиолетовые. Семянки 3 мм дл., ребристые, гладкие или едва бугорковатые, оливковые.

Новый вид оказался довольно обычным растением в бассейне р. Бол. Боотанкага. Он характерен для местообитаний с постоянным умеренным увлажнением, где существуют различные луговинные и нивальные тундры. В зимнее время эти участки являются местом концентрации снега. Для них характерен весьма специфический набор видов, в данном случае являющихся спутниками *T. byrrangicum*: *Salix polaris, Lagotis glauca* subsp. *minor, Claytonia acutifolia, Valeriana capitata, Eritrichium villosum, Saxifraga nelsoniana, S. cernua, Papaver angustifolium* и др.

Видом, близкородственным одуванчику быррангскому, является *Taraxacum soczavae* Tzvel., распространенный на северо-востоке Азии — на Чукотке, в Корякии и на севере Камчатской области, изолированно — на юге Магаданской области. Одуванчик Сочавы, таким образом, известен из районов, различных в зональном отношении, с весьма несходной флорой. Одуванчик быррангский пока известен на Таймыре лишь из бассейна одной реки, но здесь он редкости не представляет. Примечательно, что он не обнаружен на восточном Таймыре.

От одуванчика Сочавы новый вид отличается прежде всего листьями с заостренными и перпендикулярными оси (а не закругленными и под углом к оси расположенными) лопастями. Кроме того, семянки у одуванчика быррангского гладкие или слегка бугорковатые, а не шиповатые, как у одуванчика Сочавы.

Родственная связь этих видов все же представляется очень тесной, несмотря на гигантскую дизъюнкцию ареалов — от Колымы до Таймырского оз. Подобную



Общий вид *Taraxacum byrrangica*.
Масштабная линейка — 1 см.

дизъюнкцию (но с местонахождениями в низовьях Лены) имеет также *T. phymatocarpum* J. Vahl (Арктическая..., 1987), таймырская популяция которого не обособилась от чукотской. При этом упомянем, что и на восток от Чукотки последний вид распространен до восточной Гренландии включительно, в то время как *T. soczavae* уже на Аляске замещен *T. carneocoloratum* A. Nels.

История расселения *T. phymatocarpum* и исходного вида с фиолетовыми цветками (давшего впоследствии 3 вида) очень сходна. Она хорошо увязывается с представлениями о Берингии и об осушенных шельфах северных морей, по которым происходили миграции растений в ледниковые периоды. Для многих арктических видов Берингия была регионом, откуда шло их расселение на запад и на восток отчасти или целиком по осушенным шельфам северных морей. При этом одни виды дифференцировались, другие оставались неизменными. К числу последних относится *Taraxacum phymatocarpum*, миграция которого на Таймыр аналогична миграции видов *Lesquerella arctica* (Wormsk. et Hornem.) S. Wats., *Artragalus richardsonii* Sheld. и др. По всей видимости, предковая форма *Taraxacum byrrangicum* прошла тот же путь от Берингии, в которой *T. soczavae* и *T. carneocoloratum* еще не были обособлены. Дифференциация всех 3 видов одуванчиков с фиолетовыми цветками произошла, скорее всего, в голоцене в связи с резким изменением условий обитания и изоляцией сохранившихся популяций.

Здесь мы касаемся до сих пор мало освещенных вопросов о связи видов с условиями среды в настоящем и прошлом и о значении этой связи для диффе-

ренциации видов. *T. phymatocarpum* является одним из самых резистентных арктических видов. В Гренландии и на Канадском Арктическом архипелаге он достигает самых северных окраин суши (Hultén, 1968). На Таймыре, в бассейне р. Бол. Боотанкага, этот вид обитает в куртинных дриадовых тундрах с проективным покрытием 40—50% на значительной высоте вместе с *Carex rupestris, Draba alpina, D. subcapitata, Poa pseudoabbreviata, Minuartia arctica, Luzula confusa, Papaver polare* и др. Такие тундры, в которых растения едва возвышаются над щебнем, существовали в Берингии и на осушенных шельфах северных морей, т. е. на всем миграционном пути *Taraxacum phymatocarpum*. Значительным сходством современных условий обитания этого вида с теми, в которых он распространился, объясняется его современный разорванный ареал, а также его экология на Чукотке, где он является кальцефилом. Известно, что многие арктические и арктоальпийские виды становятся кальцефилами, когда существенно изменяются условия их обитания. Ареал и экология *T. phymatocarpum* позволяют считать, что на осушенных шельфах северных морей были плотные субстраты и спорадичная растительность высокоарктического типа, т. е. существовал ландшафт, нередко называемый полярной пустыней.

Совсем иная история происходила с фиолетовыми одуванчиками. Из них только *T. carneocoloratum* обитает в условиях, сходных с таковыми в Берингии: на склонах со скудной растительностью (Hultén, 1968). Однако он известен всего из одного района и, по-видимому, относится к исчезающим видам. Скорее всего, *T. carneocoloratum* был исходным в ряду фиолетовых одуванчиков. *T. soczavae* на Чукотке имеет весьма широкую экологическую амплитуду: встречается на скалах, щебнисто-мелкоземистых склонах, близ горных ручейков. Нередко он обитает на породах среднего состава и на известняках, т. е. также тяготеет к субстратам, обогащенным кальцием.

Таким образом, экология всех 3 видов фиолетовых одуванчиков, образующих арктический ряд, различна. При этом есть все основания считать, что различие это было связано с их дифференциацией. Это особенно четко видно на примере *T. byrrangica*, обособление которого явилось причиной для занятия им новой экологической ниши, а не наоборот. Ведь экологическая ниша, аналогичная миграционной, также сохранялась, о чем свидетельствует, например, *T. phymatocarpum*.

На основании вышеизложенного можно сделать вывод: обособление нового вида в результате миграции, изоляции и изменения среды зависит прежде всего от генотипической структуры мигрантов. Среда обитания при этом играет пассивную роль.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Арктическая флора СССР. Вып. 10. Л.: Наука, 1987. 411 с. — *Кожевников Ю. П.* Сосудистые растения бассейна р. Большая Боотанкага (горы Бырранга) // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 9. С. 39—51. — *Hultén E.* Flora of Alaska and neighboring territories. California: Stanford. Univ. Press, 1968. 1008 p.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 15 VI 1992

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 581.9(470.46) : 582.547.1

В. Н. Пилипенко

ТРОПИЧЕСКИЙ ВИД *PISTIA STRATIOTES* (*ARACEAE*) В ДЕЛЬТЕ РЕКИ ВОЛГИ

V. N. PILIPENKO. *PISTIA STRATIOTES* (*ARACEAE*), A TROPICAL SPECIES IN THE DELTA OF THE VOLGA RIVER

Во внутренних водоемах Астрахани в 1989 г. обнаружено новое тропическое растение — пистия телорезовая *Pistia stratiotes*, образующая своеобразные «плавающие газоны» на поверхности воды.

Дельта р. Волги — водно-болотное угодье международного значения. В настоящее время предполагается включить ее в число охраняемых объектов в рамках Конвенции «Всемирное наследие».

Видовой состав флоры дельты Волги не богат, но достаточно своеобразен. Из 385 видов, принадлежащих к 68 семействам, 348 — травянистые растения; это преимущественно виды 6 семейств: *Asteraceae, Poaceae, Chenopodiaceae, Fabaceae, Brassicaceae, Cyperaceae.* В ботанико-географическом отношении преобладают виды с евроазиатским (156 видов) и ирано-туранским типами ареала (99) (Пилипенко, Живогляд, 1991).

До настоящего времени в дельте Волги удается находить новые для нее виды. Пожалуй, наиболее интересной находкой был новый для науки вид из оригинальнейшего по строению соцветий тропического рода сложноцветных — шароцветник волжский *Sphaeranthus volgensis* Tzvel. (Бармин и др., 1991).

В 1989 г. на одном из внутренних водоемов дельты (ерик Казачий) в сплавине тростника *Phragmites australis* нами было обнаружено еще одно тропическое растение — пистия телорезовая *Pistia stratiotes* L. в количестве 70—80 экз. Можно было предположить, что это тропическое растение, вероятно, попавшее в водоемы из аквариумов (Вальтер, 1968; Жизнь растений, 1982; Сааков, 1983), будет развиваться лишь в течение одного вегетационного периода. Но уже в 1990 г. вид *P. stratiotes* распространился по течению ерика Казачьего на расстояние до 5 км. В следующем 1991 г. пистия отмечена во всех внутренних водоемах Астрахани. Она столь обильно покрыла зеркало воды р. Кутум, что по этому своеобразному ковру ходили птицы и даже перебегали собаки с одного берега на другой. К сожалению, цикл развития пистии в дельте Волги пока не известен.

Вторжение довольно «агрессивного» тропического вида можно считать очень опасным для естественных растительных сообществ дельты, хотя его распространение будет сдерживаться климатическим фактором. Не случайно появление *P. stratiotes* было приурочено к ерику Казачьему, в который постоянно идет сброс теплых вод с Астраханской ТЭЦ-1. Этот ерик замерзает только в самые суровые зимы и не на всем протяжении. Правда, зимой 1990—1991 гг. ерик все же замерзал, хотя и на очень короткое время.

Очень вероятно, что ерик Казачий и в будущем останется центром распространения пистии, местом, где в зимнее время вегетативные части растения

способны перенести достаточно суровые условия резко континентального климата дельты Волги (средняя многолетняя температура февраля здесь —4.8 °С).

В будущем предстоит определить, как будет распространяться по внутренним водоемам Астрахани и ее окрестностей этот вид и как далеко за вегетационный период он способен «уйти» от своего первоначального местонахождения — ерика Казачьего.

Образцы вида находятся в гербарии Астраханского педагогического института.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бармин А. Н., Пилипенко В. Н., Синякина В. В., Цвелев Н. Н. *Sphaeranthus* (*Asteraceae*) — новый род для флоры СССР // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 12. С. 1768—1771. — *Вальтер Г.* Растительность Земного шара. Эколого-флористическая характеристика. Тропические и субтропические зоны. М.: Прогресс, 1968. 531 с. — *Жизнь* растений. Т. 6 / Гл. ред. А. Л. Тахтаджян. М.: Просвещение, 1983. 543 с. — *Пилипенко В. Н., Живогляд А. Ф.* Растительность // Состояние природной среды дельты Волги, Волго-Ахтубинской поймы и западных подстепных ильменей. Междунар. бюро по изучению водно-болотных угодий (МБИВ). 1991. С. 29—41. — *Сааков С. Г.* Оранжерейные и комнатные растения и уход за ними. Л.: Наука, 1983. 621 с.

Астраханский педагогический институт

Получено 3 III 1992

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 0.19.941 : 002.01 : 581.43

Plant roots: the hidden half / Ed. by Y. Waisel, A. Eshel, U. Kafkafi. — N. Y.; Basel; Hong Kong: Marsel Dekker, Inc., 1991. 948 p. **(Корни растений: скрытая половина / Под ред. И. Вайзеля, А. Эшели, У. Кафкафи.** — Нью-Йорк; Базель: Гонконг: Марсель Деккер, Инк., 1991)

M. F. DANILOVA. (*A REVIEW*). PLANT ROOTS: THE HIDDEN HALF. 1991

Издание этой книги — логический итог многосторонних исследований корневых систем за последние десятилетия учеными ботанических и сельскохозяйственных учреждений ряда стран мира. Цель книги — дать обзор современных представлений о структуре и функции корней, очертив круг проблем, наиболее актуальных с теоретической и практической точек зрения; выявить те области исследования, в которых отмечаются явные пробелы в знаниях, и указать те направления, по которым должна развиваться наука о корне в ближайшее время. По объему (948 стр.) и по широте охвата проблем (в книге 40 глав, каждая из которых посвящена отдельной проблеме) эта книга является самой крупной в литературе о корне как органе поглощения веществ за всю историю изучения этой «скрытой» части растения. Материалы 40 глав сгруппированы в 7 секций.

I секция объединяет главы, в которых освещаются проблемы структуры и функции корня и корневых систем. Здесь более или менее детально излагаются вопросы анатомии корня, особенно строение корневых меристем, корневого чехлика, корневых волосков и камбия; значительно меньше уделено внимания другим тканям корня, как первичным, так и вторичным. К этой же секции отнесены разделы, касающиеся физиологических и генетических основ управления развитием корня.

II секция объединяет разделы, в которых рассматриваются проблемы роста и дифференциации, а также метаболизма корня. Открывают эту секцию главы, касающиеся гормональных взаимодействий внутри корневых систем и их влияния на рост и гравитропизм корней. Особо следует отметить включение в этот круг проблем вопроса о роли Са в формировании ответных реакций корня на воздействие таких факторов окружающей среды, как свет и гравитация. Это сравнительно новое направление в изучении регуляторной роли Са как своего рода гормонального фактора. Великолепный обзор, составленный в рамках данной главы крупнейшими исследователями проблемы B. Poovaiah и A. Reddy, завершается, как и многие другие разделы книги, формулировкой тех вопросов, решением которых будут заниматься в ближайшие годы ученые, работающие в этом перспективном направлении. Главная задача — изучение последовательности процессов, участвующих в преобразовании сигналов, поступающих из внешней среды, в физиологические реакции. Из других разделов секции заслуживают внимания главы о взаимоотношении побега и корня, а также о жизненном цикле и старении корня.

III секция объединяет главы, в которых освещаются вопросы, связанные с развитием корневых систем в различных стрессовых условиях (температура,

кислородная недостаточность, воздействие тяжелых металлов, засоление, тяжелые почвы). Несмотря на то что далеко не все аспекты проблемы нашли здесь свое отражение, в приведенных главах содержится многообразная информация, полезная для читателей книги.

IV секция включает в себя главы, в которых обсуждается проблема поглощения минеральных элементов и воды и их транспорт в другие органы растения. Это один из традиционных разделов физиологии корня, однако за последние годы по ряду направлений исследований в этой области достигнут значительный прогресс, что и определило характер освещения данных проблем. В особенности это касается динамики и механизмов ионных взаимодействий на границе корень—почва. Именно проблемам собственно поглощения минеральных элементов структурами корня из почвы посвящена бóльшая часть глав, входящих в секцию IV.

Главы, объединенные в секцию V, являются логическим продолжением обсуждаемых в предыдущей секции проблем. В них подробно рассмотрен вопрос о состоянии знаний в области ризосферы. Знаменательно, что ризосферные исследования, составляющие как бы самостоятельную область, органически вписаны в рецензируемой книге в общую систему знаний о корне как органе почвенного питания. Граница взаимодействия между корнем и почвой включает в себя ризоплан (поверхность корня) и ризосферу — зону почвы, вовлеченную в сферу активности корня. На уровне ризосферы осуществляется взаимодействие корней с биотическими и абиотическими компонентами окружающей их среды. В одних случаях биотические взаимодействия в ризосфере являются облигатными и ни корни ни микроорганизмы не существуют отдельно, в других — взаимодействие носит факультативный характер. Оба случая имеют существенное значение не только для понимания сопряженной эволюции растений и микроорганизмов, но и для практики сельскохозяйственного производства, что нашло отражение в ряде глав этой секции книги.

Секция VI включает в себя 3 главы, посвященные влиянию патогенных микроорганизмов почвы на корни и, как следствие, на жизнедеятельность растения в целом.

Наконец, VII секция целиком посвящена проблемам экологии корневых систем. В секцию входят главы, где освещаются проблемы развития, структуры и функции корней растений, относящихся к различным экологическим группам. Среди них — растения пустынь (в том числе агавы и кактусы), а также водные растения и растения с воздушными корнями.

Большой заслугой создателей книги является то, что они сумели органически объединить главы, посвященные проблемам, обычно рассматриваемым в различных разделах биологии, и представить сложный комплекс *побеги—корни—почва—микроорганизмы* как единую функциональную систему. В значительной мере (хотя и не полностью) удалось справиться и с терминологическими трудностями, также связанными с исторически сложившимися традициями раздельного обсуждения упомянутых выше компонентов единой функциональной системы.

Несмотря на совершенно оправданное стремление авторов и редакторов рассмотреть все аспекты корневого питания в единой системе знаний, нельзя не подчеркнуть и безусловную самостоятельность отдельных глав книги, где освещается состояние различных направлений исследований, располагающих, как правило, набором своих методических подходов и терминологическим аппаратом. С этой точки зрения очень важно отметить, что авторы — крупнейшие исследователи в своих областях науки — имели полную возможность не только дать оценку современного состояния той или иной проблемы, но и сформулировать свое видение дальнейшего развития работ по этим проблемам.

Книга рассчитана на широкий круг специалистов — профессиональных ученых, агрономов и работников лесного хозяйства, фитопатологов и почвенных

микробиологов. Она также полезна для преподавателей и студентов университетов и сельскохозяйственных институтов.

М. Ф. Данилова

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 14 VIII 1992

УДК 0.19.941 : 002.01 : 581.41

Т. В. Кузнецова. О применении метода комплементарных моделей в ботанической морфологии // Журн. общ. биол. 1991. Т. 52. № 2. С. 222—230.

E. S. TERYOKHIN. *T. V. KUZNETZOVA.* ON THE APPLICATION OF THE METHOD OF COMPLEMENTARY MODELS IN PLANT MORPHOLOGY. 1991

Интересная статья московского морфолога-ботаника Т. В. Кузнецовой содержит ряд остро полемических утверждений о подходах к постановке и разработке теоретических проблем морфологии. Кроме того, один из рассмотренных ею примеров относится к близкой мне области карпологических исследований. Именно это побудило меня написать рецензию. Еще одним побудительным мотивом для этой рецензии послужили многочисленные благодарности автора рецензируемой статьи ряду петербургских и московских морфологов за плодотворное обсуждение статьи, из чего следует, что эти исследователи согласны с предложенной в статье концепцией. Следовательно, речь идет уже не о мнении одного автора, а о взглядах группы уважаемых коллег.

Позволю себе прежде всего несколько замечаний по общим методологическим проблемам, затронутым автором. По мнению Т. В. Кузнецовой, при разработке проблем теоретической морфологии отечественным морфологам следует включить в свой методический арсенал идею «разделения морфотипа на независимые составляющие» (с. 223), предложенную в свое время Troll (1928) и развитую в дальнейшем школой немецких ботаников (Hagemann, 1975; Ritterbusch, 1981). К диаде Тролля (организация и форма) они добавляют понятие «тип конструкции», которое «включает в себя те особенности изучаемой структуры, которые связаны с выполняемой ею специфической функцией» (с. 223). Отказ Кузнецовой от использования «типа конструкции» при разработке проблем морфологии на том основании, что разграничение морфотипа (Gestalt-типа) и типа конструкции неизбежно поднимает вопрос о соотношении формы и функции, а это, якобы, «может увести далеко в сторону от изучаемого предмета» (с. 223), не кажется мне сколько-нибудь убедительным с позиций карполога. Достаточно вспомнить, что многие принимаемые сегодня и в прошлом типы плодов (такие как ягода, орех, костянка, яблоко) тесно связываются с той или иной выполняемой ими зоохорной функцией.

На мой взгляд, попытка Кузнецовой вернуть современную морфологию к «чистой» идеологии Тролля оказалась неудачной. Она и не могла быть успешной при том, что сегодня понятие «гомология» (лежащее в основе «типа организации») и понятие «конвергенция» (лежащее в основе «морфотипа») разработаны еще недостаточно.

К сожалению, объем рецензии не позволяет мне подробнее остановиться на анализе современного положения в разработке таких важнейших понятий морфологии, как гомология, аналогия и конвергенция. Не определив свое отношение к этим понятиям, без чего дальнейшие рассуждения лишаются современной «терминологической базы», Кузнецова вынуждена (причем неоднократно) использовать в своих рассуждениях крайне расплывчатое понятие «морфологическая природа», хотя сегодня совершенно ясно, что за ним не скрывается ничего иного,

кроме представления о гомологии той или иной структуры. Это хорошо видно из обсуждаемого примера с определением понятия «плод», о чем речь пойдет далее. Приведенные Кузнецовой аргументы для обоснования отказа от использования понятий «конвергенция» и «гомология» недостаточно убедительны. Тем не менее автору по необходимости приходится время от времени возвращаться к использованию понятий «конвергенция», «независимые сходства» и «гомология», например, при обсуждении употребления таких ботанических терминов, как «ложный плод» и т. п.

Мы должны быть благодарны Кузнецовой за то, что она привлекла внимание отечественных морфологов к действительно плодотворной в ряде случаев идее «комплементарных моделей», точнее, к идее комплементарной и эвристической ценности «контрастных моделей» (Rutishauser, Sattler, 1985, 1987). Только едва ли эта концепция является «зеркальным отражением» (с. 225) идей Тролля, как считает автор, тем более что R. Rutishauser и R. Sattler подобных аналогий не усматривают, и вряд ли метод «комплементарных моделей» (вынесенный автором в заглавие статьи) нуждается в использовании идеи Gestalt-типа Тролля, как это пытается доказать автор на примере определения понятия «плод».

Итак, о плодах. В качестве исходного материала для своих рассуждений Кузнецова использует материалы статьи В. Н. Тихомирова «О плодах и соплодиях» (1989). По мнению Кузнецовой, с Gestalt-типом совпадает представление об «истинном» плоде, которое карпологи стремятся отразить в адекватном определении. Пока им удалось лишь показать, как это сделал Тихомиров в своей статье, что чаще всего Gestalt-тип плода соответствует представлению о пестике в фазе плодоношения. Поэтому Кузнецова предлагает определить истинный плод следующим образом: «плод — орган, представляющий собой замкнутое вместилище семян» (с. 228). По мнению Кузнецовой, предложенный ею вариант удачно заполняет первое многоточие в предложенной Тихомировым схеме-клише для поиска адекватного (чему? — *Э. Т.*) определения понятия «плод»: «плод — это орган . . ., возникающий из . . . и выполняющий функции . . .». Это определение снимает, как кажется Кузнецовой, дилемму «истинных» и «ложных» плодов, поскольку настоящим плодом может считаться орган, который «похож на плод», т. е. соответствует определению Gestalt-типа плода. При этом настоящим плодом может считаться и то, что обычно называют соплодием («почему невозможно образование одного плода из многих цветков?») (с. 228).

Второе многоточие в схеме-клише могло бы заполнить, по мнению автора, «перечисление возможных типов организации плода с указанием, на базе какого из них вероятнее всего возникает должный Gestalt-тип» (с. 228). Довольно последовательно Кузнецова отказывается от заполнения третьего многоточия в схеме-клише, поскольку оно касается соотношения между формой и функцией.

В заключение статьи некоторая странная неожиданность. Оказывается, метод комплементарных моделей не дает возможности, по автору, решать конкретные морфологические задачи, так как данный метод для этого является слишком общим. Его ценность главным образом эвристическая: не столько решение, сколько постановка задач. Но позвольте, для чего же было обсуждать проблему определения плода на основе идей Тролля, считая при этом метод комплементарных моделей их «зеркальным отражением»?

Несколько заключительных замечаний. Карпология, как и другие науки, развивается на основе присущих ей исторических закономерностей. Сейчас она переживает критический период, связанный с тем, что в свое время (следуя предложению Х. Гоби, сделанному им в 1921 г.) карпологи отказались от определения плода как преобразованного в процессе развития пестика и взяли на вооружение его определение как преобразованного в процессе развития цветка, кстати, именно для того, чтобы решить проблему «ложных» («сборных», «сложных») плодов. Как сегодня выясняется, это был неверный путь, усугубленный попытками соединить типологию плодов с типологией гинецея (Левина, 1987).

Попытку Кузнецовой решить проблему плода изложенным выше способом в отрыве от конкретного развития карпологии нельзя признать успешной. Едва ли кто из карпологов согласится считать «истинными» плодами образования (а не органы — *Э. Т.*), хотя и целостные функционально и морфологически, но представленные гинецеями нескольких цветков (например, у *Sarcophyte* из сем. *Balanophoraceae*).

Эта и близкие ей проблемы приводят к поиску новых принципов классификации плодов и подобных плодам образований, а следовательно, и новых терминов [например, возрожденный Тихомировым (1989) термин «антокарпий» или предложенный нами в докладах 1988—1989 гг. термин «диаспорокарпий»]. Возможно, как раз приведенный автором рецензируемой статьи пример *Lechenaultia* (*Goodeniaceae*) из статьи D. Morrison (1988) лучше других обнаруживает искусственность подхода к решению задач карпологии посредством неудачного использования представления о Gestalt-типе. Попытка Т. В. Кузнецовой использовать представление автора о «псевдокоробочке» для укрепления своих позиций, с моей точки зрения, также неудачна, так как для карполога достаточно очевидно, что образование, действительно подобное плоду (у *Lechenaultia*), не является ни истинным плодом, ни «псевдоплодом». В противном случае пришлось бы также признать, например, плоды *Viscum* и *Balanophora* «псевдосеменами».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Левина Р. Е. Морфология и экология плодов. Л.: Наука, 1987. 160 с. — *Тихомиров В. Н.* О плодах и соплодиях // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1989. Т. 94. Вып. 3. С. 59—65. — *Hagemann W.* Eine mogliche Strategie der vergleichenden Morphologie zur phylogenetischen Reconstruktion // Bot. Jahrb. 1975. Bd 96. H. 1-4. S. 107—124. — *Morrison D. A.* Notes on the fruits of *Lechenaultia* (*Goodeniaceae*), with a new species from nothern Australia // Telopea. 1988. Vol. 3. N 2. P. 159—166. — *Ritterbusch A.* Organisation und Konstruktion von Fruchten // Ber. Dtsch. bot. Ges. 1982. Bd 95. S. 133—147. — *Rutishauser R., Sattler R.* Complementary and euristic value of contrasting models in structural botany. I. General considerations // Bot. Jahrb. 1985. Bd 107. S. 415—455. — *Rutishauser R., Sattler R.* Complementary and euristic value of contrasting models in structural botany. II. Case study on leaf whorls: Equisetum and Ceratophyllum // Bot. Jahrb. 1987. Bd 109. S. 227—255.

Э. С. Терехин

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 3 XII 1991

В РОССИЙСКОМ БОТАНИЧЕСКОМ ОБЩЕСТВЕ

УДК 0.02.704.315.006.3 (470.341)

В НИЖЕГОРОДСКОМ ОТДЕЛЕНИИ РОССИЙСКОГО БОТАНИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА

E. V. LUKINA. IN THE NIZHNIY NOVGOROD BRANCH OF THE RUSSIAN BOTANICAL SOCIETY

В Нижегородском университете (ННГУ) по инициативе Нижегородского отделения Российского ботанического общества и биологического факультета ННГУ 24—25 апреля 1992 г. состоялись «Чтения», посвященные 100-летию со дня рождения известного ботаника профессора Сергея Сергеевича Станкова, в которых приняли участие ученые Нижегородского и Московского университетов, Нижегородского сельскохозяйственного института (ННСИ), Ботанического сада ННГУ и Никитского ботанического сада (НБС). Музей истории Нижегородского университета организовал к этой дате выставку «Человек и растение», посвященную жизни и научно-педагогической деятельности С. С. Станкова.

Открыл «Чтения» в актовом зале университета декан биологического факультета **А. П. Веселов**. Доклад «С. С. Станков — ученый и учитель» сделала **Е. В. Лукина** (ННГУ). С воспоминаниями о С. С. Станкове в его московский период деятельности и докладом «Биологическое разнообразие, систематика и экология» выступил **В. Н. Тихомиров** (МГУ). **В. Н. Павлов** (МГУ) прочитал доклад «Московский период деятельности С. С. Станкова (1948—1962)».

Своими воспоминаниями о деятельности С. С. Станкова в 20-е годы как Ученого секретаря Ассоциации по изучению производительных сил Нижегородской губернии при Губисполкоме поделился **Н. Я. Крекнин** (ННСИ).

Завершил первый день работы доклад В. Н. Павлова «В горах и саваннах Эфиопии; впечатления ботаника» (с демонстрацией слайдов).

В программу второго дня вошли доклады «Развитие научных и педагогических идей С. С. Станкова на кафедре ботаники ННГУ» (**В. И. Волкорезов**, ННГУ), «Ботанический сад ННГУ — экологический центр, созданный С. С. Станковым» (**А. К. Ибрагимов**, ННГУ), «Судьба гербария Никитского ботанического сада в годы Великой Отечественной войны» (**С. А. Шарыгин**, НБС), «О некоторых особенностях флоры Нижегородской области» (Е. В. Лукина), «История интродукции растений и этноботаники в работах С. С. Станкова» (**И. Л. Мининзон**, ННГУ).

В конце «Чтений» были выступления присутствующих с воспоминаниями о С. С. Станкове.

Е. В. Лукина

Нижегородский университет

Получено 1 VII 1992

CONTENTS

СОДЕРЖАНИЕ







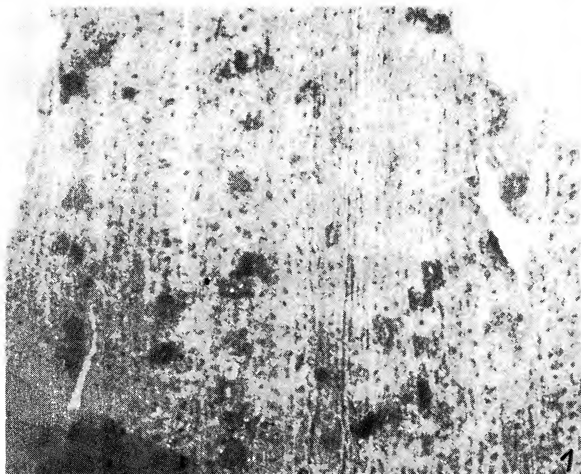
а

4

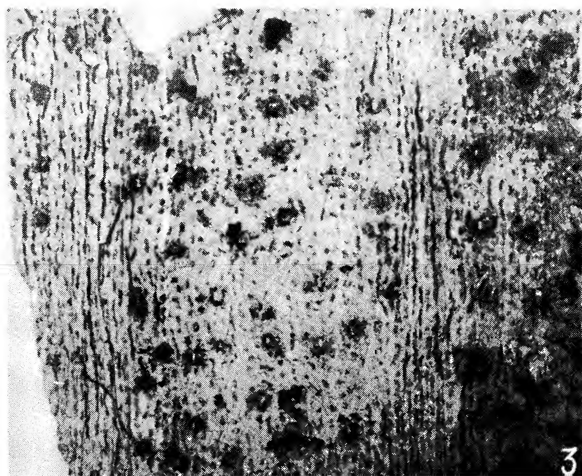
Таблица I.

1 — ***Phoenicopsis parva***: пучок листьев, нат. вел., обр. 819/2а; *2, 3* — ***Sphenobaiera pilosa***: отпечаток (*2*) и противоотпечаток (*3*) неполного листа, нат. вел., обр. 818/1Аа (голотип), 818/1Б; *4* — ***Phoenicopsis annae:*** два неполных пучка листьев (вверху) и отдельные листья, нат. вел., обр. 532/85А (*а* — голотип).

1/4 1Зак. 2261









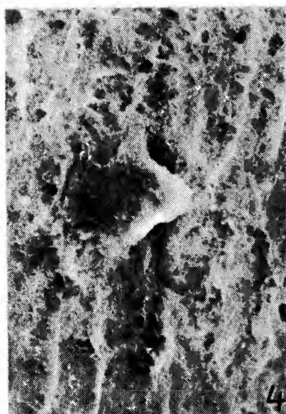






Таблица II. *Sphenobaiera pilosa.*

1, *2* — участок верхней эпидермы, ×63 (*1*) и ×160 (*2*); *3* — участок нижней эпидермы, ×63; *4* — волосок, СЭМ, снаружи, ×500; *5* — устьичный комплекс, ×400; *6*, *7* — то же, СЭМ, изнутри (*6*) и снаружи (*7*), ×750. Все препараты с голотипа (обр. 818/1Аа).

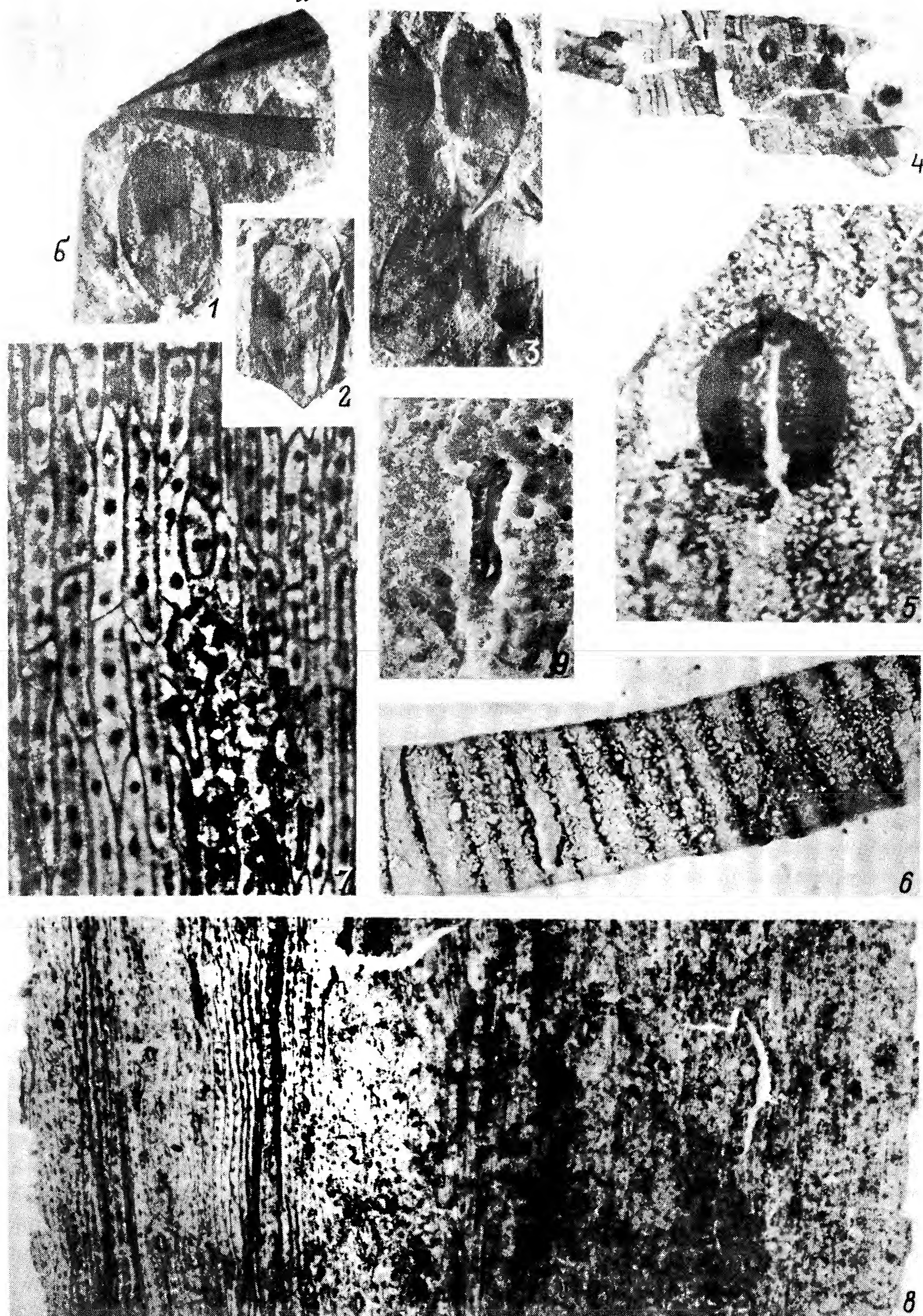
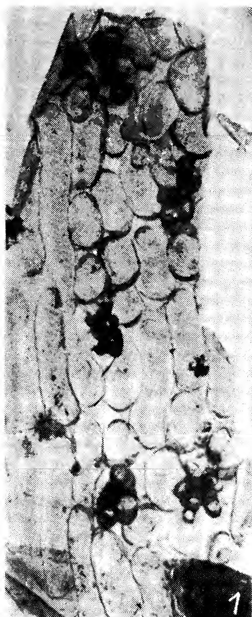
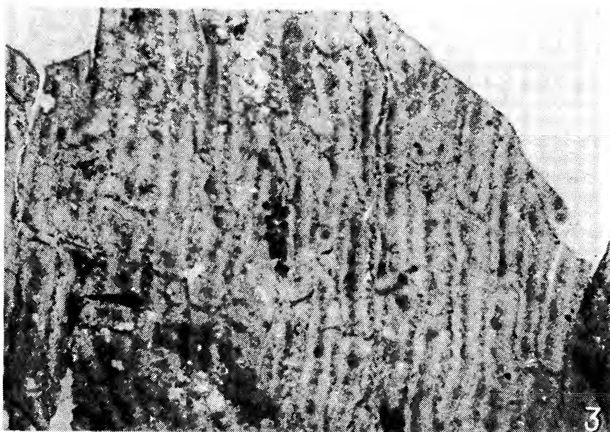


Таблица III.

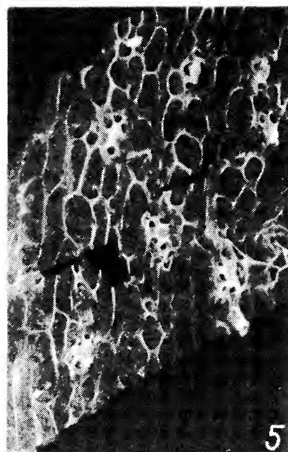
1а — ***Phoenicopsis parva***: неполный пучок листьев, нат. вел., обр. 819/1а; *1б*, *2—6* — ***Pseudotorellia emarginata***: *1б*, *2*, *3* — листья, нат. вел., обр. 819/1б, 818/3 (*2*), 818/2 (*3*) (топотипоиды); *4* — неполная развернутая кутикулярная пленка, соответствующая верхней (слева) и нижней эпидерме, ×63; *5* — устьичный комплекс, ×400; *6* — участок верхней эпидермы, ×400; все препараты с топотипоида, обр. 818/2а; *7—9* — ***Phoenicopsis annae***: *7* — участок верхней эпидермы, ×160; *8* — неполная развернутая кутикулярная пленка, соответствующая верхней (слева) и нижней эпидерме, ×63; *9* — устьичный комплекс, СЭМ, сверху, ×750; все препараты с голотипа, обр. 818/1Аа.













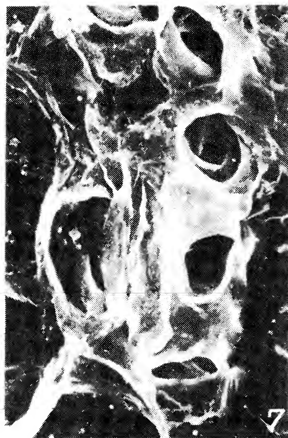


Таблица IV. *Phoenicopsis parva*.

1, 2 — участок устьичной полосы, ×160 (1) и ×400 (2); 3 — участок верхней эпидермы, ×160; 4, 5 — участок устьичной полосы, СЭМ, снаружи (4) и изнутри (5), ×130 и ×100; 6, 7 — устьичный комплекс, СЭМ, снаружи (6) и изнутри (7), ×500 и ×750. Все препараты с синхротипоидов, 1—5 — с обр. 819/2а, 6, 7 — с обр. 919/1а.

Индекс
70056

ISSN 0006—8136 Ботанический журнал. 1993. Т. 78. № 1.